Кембриджская естественная история, т. 07 (из 10)

Джордж Альберт Буленджер, Т. В. Бридж, В. А. Хердман

THE

CAMBRIDGE NATURAL HISTORY

EDITED BY

S. F. HARMER, Sc.D., F.R.S., Fellow of King's College, Cambridge;
Superintendent of the University Museum of Zoology

AND

A. E. SHIPLEY, M.A., F.R.S., Fellow of Christ's College, Cambridge;
University Lecturer on the Morphology of Invertebrates

VOLUME VII

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ

СОДЕРЖАНИЕ

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ

ГЕМИХОРДАТЫ

- Глава I. Гемихордаты

ASCIDIANS И AMPHIOXUS

- Глава II. Туникаты
- Глава III. Туникаты (продолжение)
- Глава IV. Цефалохордовые

РЫБЫ (КРОМЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ОПИСАНИЯ ТЕЛЕОСТЕЙ)

- Глава V. Классификация рыб
- Глава VI. Циклостомы и рыбы
- Глава VII. Кожа и чешуя
- Глава VIII. Скелет
- Глава IX. Зубной ряд и пищеварение
- Глава X. Дыхательные органы
- Глава XI. Плавники
- Глава XII. Сосудистая система
- Глава XIII. Передвижение
- Глава XIV. Нервная система
- Глава XV. Почки и размножение

Глава XVI. Циклостомы

Глава XVII. Эласмобранхии

Глава XVIII. Телеостомы

Глава XIX. ГЛАВА XIX

Глава XX. Неопределенные ископаемые рыбы

TELEOSTEI (СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ)

Глава XXI. Teleostei: Malacopterygii & Ostariophysi

Глава XXII. Симбранхии до Анакантини

Глава XXIII. Acanthopterygii через Plectognathi

УКАЗАТЕЛЬ

ПРИМЕЧАНИЯ

ПОЛНАЯ ЛИЦЕНЗИЯ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ

Электронная книга проекта Гутенберга « » Кембриджская естественная история, т. 07 (из 10)

Эта электронная книга предназначена для бесплатного использования в любой точке США и большинства других стран мира практически без каких-либо ограничений. Вы можете копировать, передавать или повторно использовать ее в соответствии с условиями лицензии проекта «Гутенберг», включенной в эту электронную книгу или доступной онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы не проживаете в США, перед использованием этой электронной книги вам необходимо ознакомиться с законодательством страны, в которой вы проживаете.

Название: Кембриджская естественная история, том 07 (из 10)

Редактор: С. Ф. Хармер

Автор: Джордж Альберт Буленджер

Т. В. Бридж

Сэр В. А. Хердман

Редактор: сэр А. Э. Шипли

Дата выпуска: 26 мая 2024 г. [электронная книга № 73702]

Язык: английский

Оригинальное издание: Лондон: Macmillan and Co, 1904

Благодарности: Кит Эдкинс, Питер Беккер и команда онлайн-корректоров https://www.pgdp.net (Этот файл был создан на основе изображений, любезно предоставленных The Internet Archive)

*** НАЧАЛО ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ «КЕМБРИДЖСКАЯ ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ», ТОМ 07 (ИЗ 10) ***

КЕМБРИДЖСКАЯ ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ С. Ф. ХАРМЕРА, доктора наук, члена Королевского общества, члена Королевского колледжа в Кембридже; директора Университетского музея зоологии

И А. Э. ШИПЛИ, магистр искусств, член Королевского общества, член Королевского колледжа, Кембридж; университетский преподаватель по морфологии беспозвоночных

ТОМ VII

ГЕМИХОРДАТЫ

Автор: С. Ф. Хармер, доктор наук, член Королевского общества, член Королевского колледжа, Кембридж.

ASCIDIANS AND AMPHIOXUS

Автор: В. А. Хердман, доктор наук (Эдинбург), член Королевского общества, профессор естественной истории Ливерпульского университета.

РЫБЫ (за исключением систематического описания Teleostei)

Автор: Т. В. Бридж, доктор наук, член Королевского общества, Тринити-колледж, Кембридж; профессор зоологии и сравнительной анатомии в Бирмингемском университете.

РЫБЫ (Систематическое описание Teleostei)

Автор: Г. А. Буленжер, член Королевского общества, Британский музей (естественная история).

Лондон
MACMILLAN AND CO., Limited
НЬЮ-ЙОРК: THE MACMILLAN COMPANY
1904

Все права защищены

Третий рыбак. — Хозяин, я удивляюсь, как рыбы живут в море.

Первый рыбак. — Так же, как люди на суше: большие съедают маленьких.

Перикл, акт II, сцена i.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В связи с непредвиденными обстоятельствами, связанными с основанием нового университета, публикация этого тома была неоправданно задержана. Некоторые части работы « » (Справочник по телеостеям) находятся в печати уже более четырех лет, и хотя авторы приложили все усилия, чтобы они оставались актуальными, их расположение, естественно, не совсем такое, каким оно могло бы быть, если бы статьи были написаны непосредственно перед публикацией.

Учитывая новизну классификации телеостеев, предложенной г-ном Буленже, а также тот факт, что в течение последних одного-двух лет этой темой занимались несколько независимых исследователей, справедливо будет указать, что эта часть книги была завершена в 1902 году. Описание асцидий, подготовленное профессором Хердманом, было готово к публикации двумя годами ранее.

Профессор Бридж выражает свою глубокую благодарность доктору Р. Х. Тракверу. F.R.S., за его любезность в прочтении корректур страниц, посвященных ископаемым Crossopterygii, Chondrostei, Holostei и Dipnoi, а также за многочисленные полезные советы и критические замечания; г-ну Г. А. Буленжеру, F.R.S., за его ценную и содержательную критику по некоторым вопросам; и г-ну Эдвину Уилсону за тщательность, с которой он подготовил иллюстрации.

Июль 1904 г.

Содержание

Страница

ПРЕДИСЛОВИЕ В

СХЕМЕ КЛАССИФИКАЦИИ, ПРИНЯТОЙ В ЭТОЙ КНИГЕ Си

ПОЛУХОРДОВЫЕ

Глава I

ХОРДОВЫЕ И ПОЗВОНОЧНЫЕ—ПОЛУХОРДОВЫЕ—ENTEROPNEUSTA—ВНЕШНИХ ХАРАКТЕРАХ И ПРИВЫЧКАХ—СТРУКТУРА—РОДОВ—РАЗВИТИЕ—PTEROBRANCHIA—*CEPHALODISCUS* И *RHABDOPLEURA*—PHORONIDEA—*PHORONIS* И ACTINOTROCHA—ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ПОЛУХОРДОВЫЕ 3

оболочники

Глава II

ВВЕДЕНИЕ—ОЧЕРК ИСТОРИИ—СТРУКТУРА ТИПИЧНОГО АСЦИДИИ—ЭМБРИОЛОГИЯ, А ЖИЗНЬ-ИСТОРИЯ 35

Глава III

КЛАССИФИКАЦИЯ: LARVACEA—APPENDICULARIANS—СТРУКТУРЫ И Т. Д. ASCIDIACEA—ПРОСТЫЕ АСЦИДИИ—КОНКРЕТНЫЕ ПЕРСОНАЖИ—СЛОЖНЫЕ АСЦИДИИ—ПОЧКОВАНИЕМ—MEROSOMATA—HOLOSOMATA—PYROSOMATIDAE—THALIACEA—DOLIOLIDAE—SALPIDAE—ОБЩИЕ ВЫВОДЫ—В ФИЛОГЕНЕЗЕ 63

CEPHALOCHORDATA

Глава IV

ВВЕДЕНИЕ—ОБЩИЕ СИМВОЛЫ—АНАТОМИЯ AMPHIOXUS—ЭМБРИОЛОГИЯ, А ЖИЗНЬ-ИСТОРИЯ—КЛАССИФИКАЦИЯ CEPHALOCHORDATA—ВИДЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ 112

CYCLOSTOMATA и рыб

глава V

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ РЫБ 141

Глава VI

ВНЕШНИХ СИМВОЛОВ CYCLOSTOMATA И РЫБ: ВНЕШНИЕ СИМВОЛЫ—ОКРАСКА—ЯД ЖЕЛЕЗ И ЯДОВИТЫХ ШИПОВ—СВЕТЯЩИЕСЯ ОРГАНЫ 150

ГЛАВА VII

КОЖИ И ЧЕШУИ 182

Глава VIII

СКЕЛЕТ 193

глава IX

ЗУБОЧЕЛЮСТНОЙ СИСТЕМЫ, ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ, И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ 247

глава X

ДЫХАТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ 277

глава XI

ВОЗДУХ-ПУЗЫРЯ 297

глава XII

СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ, ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ, И КРОВЬ-САЛЬНИКИ 313

глава XIII

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА—ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ—САУНД-ПРОДЮСИРОВАНИЕ ОРГАНОВ—ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ 349

глава XIV

НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ СПЕЦИАЛЬНЫХ ЧУВСТВ 367

глава XV

ПОЧЕК И РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ 397

глава XVI

CYCLOSTOMATA (СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ) 421

глава XVII

ELASMOBRANCHII: ОБЩИЕ СИМВОЛЫ—PLEUROPTERYGII—ICHTHYOTOMI—ACANTHODEI—PLAGIOSTOMI—SELACHII—BATOIDEI—HOLOCEPHALI 431

глава XVIII

TELEOSTOMI: ОБЩИЕ СИМВОЛЫ—КИСТЕПЕРАЯ—CHONDROSTEI—HOLOSTEI 475

глава XIX

DIPNEUSTI 505

глава XX

ПРИЛОЖЕНИИ ДЛЯ РЫБ: PALAEOSPONDYLIDAE—OSTRACODERMI—HETEROSTRACI—OSTEOSTRACI—ANASPIDA—ANTIARCHI—ARTHRODIRA 521

глава XXI

КОСТИСТЫХ РЫБ: ОБЩИЕ СИМВОЛЫ—MALACOPTERYGII—OSTARIOPHYSI 541

глава XXII

КОСТИСТЫХ РЫБ (*ПРОДОЛЖЕНИЕ*): SYMBRANCHII—APODES—HAPLOMI—HETEROMI—CATOSTEOMI—PERCESOCES—ANACANTHINI 597

глава XXIII

КОСТИСТЫХ РЫБ (*ПРОДОЛЖЕНИЕ*): ACANTHOPTERYGII—OPISTHOMI—PEDICULATI—PLECTOGNATHI 650

индекса 729

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ , ПРИНЯТАЯ В ЭТОЙ КНИГЕ

Названия вымерших групп выделены курсивом.

ХОРДОВЫЕ (стр. 3).

I. ПОЛУХОРДОВЫЕ (стр. 3).

Порядок.		Семья.	
ENTEROPNEUSTA (стр. 5)		Glandicipitidae (стр. 17). Ptychoderidae (стр. 17). Harrimaniidae (стр. 17).	

PTEROBRANCHIA (стр. 21)

PHORONIDEA (стр. 27)

II. УРОХОРДОВЫЕ = TUNICATA (стр. 4, 35, 63).

Порядок.	Подзака		Семья.	Подсемейст

	з.			во.
	LARVACEA (стр. 64)		Kowalevskiidae (стр. 68). Appendiculariidae (стр. 68).	
		Простые асцидии (стр. 71).	Clavelinidae (стр. 71).	
АСЦИДИАЦЕЯ (стр. 70)		Асцидиидцы (стр. 72).	Hypobythiinae (стр. 72). Асцидиии отсутст	

	вуют (стр. 72). Корелли новые (стр. 73).
Synthiidae (стр. 74)	Стилиновые (стр. 74). Синт

.	ии ны (стр. 75). Bolteninae (стр. 75).	
Molgulidae (стр. 77).		
Асцидиидае Compositit	**Мерозомата** (стр. 85)	Distomatidae (стр. 85). Coelocormidae (стр. 86). Didemnidae (стр. 86). Диплосоматиды (стр.

ae (стр. 80)		87). Поликлиника (стр. 87).	
	Holosomata (стр. 88)	Botryllidae (стр. 88). Polystylidae (стр. 89).	
	Лучевые асцидии (стр. 90)	Pyrosomatidae (стр. 91).	
	THALIACEA (стр. 95)	**Cyclomyaria** (стр. 95).	Doliolidae (стр. 96).
		Хемимярия (стр. 101).	Салпидae (стр. 101). Octacnemidae (стр. 108).

III. ГОЛОВОХОРДОВЫ

E (стр. 4, 112).

	Семейство.	
	Branchiostomatidae (стр. 137).	

IV. CRANIATA (стр. 4, 141).

КлассCyclostomata (стр. 145, 150, 421).

Подкласс.	Порядок.	Дополнительный порядок.	Семья.	Подсемейство.
	Myxinoides (стр. 421)		Myxinidae (стр. 422). Бделлоустьичные (стр. 423).	
	Petromyzo		Petromyzonti	

	ntes (стр. 425)		dae (стр. 426).
Класс—Рыбы (стр. 145, 431).			
ELASMOBRANCHII (стр. 431)	*PLEURO PTERYG II* (стр. 436)		*Cladose lachid ae* (стр. 438).
	ICHTHYO TOMI (стр. 440)		*Pleurac anthid ae* (стр. 440).
	ACANTH ODEI (стр. 440)		*Diplaca nthida e* (стр. 441). *Acanth odida e* (стр. 441).
	Plagiostomi (стр.	**Selachii** (стр.. 442)	Notida nidae (стр. 442). Chlamy dosela chida e (стр. 443). Hetero donti dae (стр.

442)	)	444). *Cochliodontidae* (стр. 445). *Psammodontidae* (стр. 446). *Petalodontidae* (стр. 446). Scylliidae (стр. 446). Carcharriidae (стр. 448). Sphyrnidae (стр. 449). Lamnidae (стр. 450). Cetorhinidae (стр. 453). Rhinodontida

		e (стр. 454). Spinacidae (стр. 454). Rhinidae (стр. 456). Pristiophoridae (стр. 457).
	Batoidei (с. 457)	Pristidae (с. 459). Rhinobatidae (стр. 460). Raiidae (стр. 461). *Tamiobatidae* (стр. 462). Torpedinidae (стр. 462). Trygonidae (стр.

			464). Myliobatidae (стр. 465).
		Голоцефалы (стр. 466)	*Ptyctodontidae* (стр. 468). *Squaloraiidae* (стр. 468). *Myriacanthidae* (стр. 468). Химериды (стр. 468).
TELEOSTOMI (стр. 475)	**Crossopterygii** (стр..	*OSTEOLEPIDA* (стр. 43	*Osteolepidae* (стр. 477). *Rhizodontidae* (стр. 478). *Holoptychidae* (стр. 479). *Латуканthidae*

)	476)	7)	(стр. 480).
		Кладистии (стр. 481)	Polypteridae (стр. 481).
		Chondrostei (стр. 485)	*Palaeoniscidae* (стр. 486). *Platysomidae* (стр. 487). *Belonorhynchidae* (стр. 488). *Catopteridae* (стр. 488). *Chondrosteidae*

	(стр. 489). Polyodontidae (стр. 491). Acipenseridae (стр. 492).
Голостеи (стр. 495)	*Semionotidae* (стр. 497). *Macrosemiidae* (стр. 498). *Pycnodontidae* (стр. 498). *Eugnathidae* (стр. 498). Amiidae (стр. 499). *Pachycormidae* (стр. 501). *Aspidorhynchidae* (стр.

		502). Lepidosteidae (стр. 502).
Телеостеи (стр. 504, 541).	**Malacopterygii** (стр. 543)	*Pholidophoridae* (стр. 545). *Archaeomaenidae* (стр. 545). *Oligopleuridae* (стр. 545). *Leptolepididae* (стр. 546). Elopidae (стр. 546). Albulidae (стр. 547).
		Mormyrid Mormyrin

ae (стр. 549)	ae (стр. 551). Gymnarchinae (стр. 551)

Hyodontidae (стр. 552).

Notopteridae (стр. 554).

Osteoglossidae (стр.

555).

Pantodontidae (стр. 558).

Ctenothrissidae (стр. 559).

Phractolaemidae (стр. 560).

Saurodontidae (стр. 561).

Chirocentridae (стр. 561).

Clupeidae (стр. 562)

Thrissopatrinae (ст

	p. 562). Engraulinae (стр. 563). Clupeinae (стр. 563). Чан

	инаэ (стр. 563).
Лососевые (стр. 565). [*Pachyrhizodontidae* (стр. 569).] Alepocephalidae (стр. 569).	
Stomiatidae (стр.	Chauliodontinae (

стр. 571).	570)

Стернооптихины (стр. 571).

Стоматины (стр. 5

	71).

Гонорихиды (стр. 572).

Cromeriidae (стр. 573).

Ostariophysi (стр. 573)	Characinidae (стр. 575)	Erythrininae (стр. 575). Hydrocyoninа

		e (стр. 575). Serrasalmoninae (стр. 576). Ichthyoborina

		e (c т p . 5 7 6). Xi p h o s t o m i n a e (c т p . 5 7 6). An o s t o m i n a e (c т

		p. 576). Гемиодонтиная (стр. 576). Distichhodontinae (стр

		. 576). Citharininae (стр. 576).
	Голосоносные (стр. 579).	
	Карповые (стр. 581	Catostominae (стр. 5

)	81). Карповые (стр. 582). Cobitidinae (стр. 582). Homaloopt

	erinae (стр. 582).
Silуриды (стр. 586)	Clariinae (стр. 588). Силуриины (стр. 5

	88). Багриная (стр. 588). Дорадинная (стр. 588). Malopteru

	rinae (стр. 588). Каллихтиинае (стр. 588). Hypophthal

	minae (ctp. 589). Trichomycterinae (ctp. 589).
Loricar	Arginae

iidae (стр. 594)	(стр. 595). Loricariinae (стр. 595).
Aspredinidae (стр. 596).	
Symbranchii (ст	Symbranchidae (стр. 597). Амфипноиды (стр. 598).

	стр. 597)	
	Apodes (стр. 599)	Anguillidae (стр. 600). Nemichthyidae (стр. 603). Synaphobranchidae (стр. 603). Saccopharyngidae (стр. 603). Мураенидае (стр. 604).
	Харломи (стр. 600)	Galaxiidae (стр. 607). Haplochitonidae (стр. 608). *Enchodontidae* (стр. 608).

5) Esocidae (стр. 609).

Dalliidae (стр. 610).

Scopelidae (стр. 611).

Алепидозавриды (стр. 614).

Четомимиды (стр. 614).

Chirothricidae (стр. 615).

Kneriidae (стр. 615).

Cyprinodontidae (стр. 616).

Amblyopsidae (стр. 618).

Stephanoberycidae (стр.

	619). Перкопсиды (стр. 620).	
Гетероми (стр. 621)	*Dercetidae* (стр. 623). Halosauridae (стр. 623). Lipogenyidae (стр. 624). Notacanthidae (стр. 624). Fierasferidae (стр. 625).	
Catosteomi (стр. 6	Gastrosteidae (стр	= Гемибранхии (ст

[26])	.[629]) Aulorhynchidae (ctp.[631]) *Protosyngnathidae* (ct	p.[627]).

	p. 631) Aulostomatidae (ctp. 632) Fistulariidae (ctp. 632	

	) Centriscidae (ctp.633) Amphisilidae (ctp.633)	
	Solen	= Lop

ostomidae (стр. 633) Syngnathidae (стр. 634)	hobranchii (стр. 628).
Pegasidae	= Гиппостто

(стр. 635)	мные виды (стр. 628).
Percesoces (стр. 636)	Scombresocidae (стр. 637). Ammodytidae (стр. 639). Atherinidae (стр. 639). Mugilidae (стр. 640). Polynemidae (стр. 640). Chiasmodontidae (стр. 641). Sphyraeni

		dae (стр. 642). Tetragonuridae (стр. 642). Stromateidae (стр. 643). Икостейды (стр. 644). Ophiocephalidae (стр. 644). Anabantidae (стр. 645).
Anacanthini (стр. 646)		Macruridae (стр. 647). Gadidae (стр. 647). Muraenolepididae (стр. 649).
Под	Под	Семья

отряд.	раздел ение.	.
Acanthopteryg ii (стр. 650)	**Perciformes** (стр. 652)	Относятсякгуcidae (стр. 655). Моноцентриды (стр. 656). Пузырчатка (стр. 6, 56). Centrarc

		hidae (стр. 657). Cyphosidae (стр. 657). Lobotidae (стр. 658). Toxotidae (стр. 658). Nandidae (стр. 65

		8). Перциди и (стр. 658). Acroomatidae (стр. 659). Serranidae (стр. 659) Подсемейства: * Serr

		ainae (стр. 659). * Грамматические (стр. 660). * Приаканские тонкие (стр. 660). * Центропомины (с

		тр. 660). * Помаломины (стр.. 660). * Ambassinae (стр. 660). * Chilodipterinae (стр. 660). * Lu

		tjaninae (стр. 660). * Cirrhitinae (стр. 660). * Pentacerotinae (стр. 660). Anomalopidae (стр. 66

		0). Pseudochromididae (стр. 661). Цеполиды (стр. 661). Hoplognathidae (стр. 662). Sillaginidae (стр

		. 662). Sciaenidae (стр. 663). Гериды (стр. 663). Лактариidae (стр. 663). Trichodontidae (стр. 663).

		Latrididae (стр. 663). Haplodactylidae (стр. 664). Pristipomatidae (стр. 664). Sparidae (стр.. 664). Mullidae

		(стр. 665). Scorpididae (стр. 666). Caproidae (стр.. 666). Chaetodontidae (стр. 667). Drepanidae (стр. 66

		8). Acanthuridae (стр. 668). Teuthididae (стр. 668). Osphromenidae (стр. 669). Embiotocidae (стр. 67

		0). Цихлиды (стр. 670). Pomacentridae (стр. 672). Labridae (стр. 673). Scaridae (стр. 674).
	Scomb	Carangida

riformes (стр. 675)	e (стр.. 677). Rhachicentridae (стр. 677). Скомбриды (стр. 678). Trichiuridae (стр. 679). Histiophoridae (с

	тр. 679). *Palaeorhynchidae* (с. 680). Xiphiidae (с. 681). Luvaridae (стр. 681). Корифеидаэ (стр. 681). Бра

	мидыстр. 682).
Зеоргомбистр. 682)	Зейдыстр. 683). *Амфистмиидае*стр. 684). Pleuronectidaeстр. 684).
Куртии	Kurtidae(с

формные (стр. 687)	тр. 687).
Gobiiformes (стр. 688)	Gobiidae (стр. 689).
Дискоцефа	Echeneididae (стр.

лы (стр. 691)	691).
Scleroparei (стр. 692)	Scorpaenidae (стр. 694). Hexagrammidae (стр. 696). Comephoridae (стр.

	696). Rhamphocottidae (стр. 697). Cottidae (стр. 697). Cyclopteridae (стр. 698). Platycephalidae (стр. 69

	9). Hoplichthyidae (стр. 699). Agonidae (стр. 700). Триглиды (стр. 700). Dactylopteridae (стр. 701).

Яремные вены (стр. 702)	Трахиниды (стр. 704). Percophiidae (стр. 705). Leptoscopidae (стр. 705). Notothenii dae (стр. 705). Urano

	scopidae (стр. 706). Trichonotidae (стр. 706). Callionymidae (стр. 706). Гобиесциды (стр. 707). Blenn

	iidae (стр. 709). Batrachidae (стр. 710). Pholididae (стр. 711). Zoarcidae (стр. 712). Congrogadidae (стр.

	713). Ophidiidae (стр. 713). Podatelidae (стр. 713).
Taeniosomi (стр. 714)	Trachypteridae (стр. 715). Lophotidae (стр. 716).

Opisthomi (стр. 716)	Mastacembelidae (стр. 716).
Pediculati (стр. 717)	Lophiidae (стр. 718). Ceratiidae

	е (стр. 719). Антенна применяется (стр. 720). Gigantactinidae

		(стр. 720). Malthidae (стр. 720).
Plectognathi (стр. 721	**Sclerodermi** (стр. 722)	Triacanthidae (стр. 722

)		). Triodontidae (стр. 723). Balistidae (стр. 723). Ostracon

		iidae (с. 722).
	Гимнастическиеодонты (с. 725)	Тетродонтиды (с. 726). Diodontidae (стр. 7

	26). Molidae (стр. 726).	
DIPNEUSTI = DIPNOI (стр. 505)		*Ctenodontidae* (стр. 505). *Uronectidae*

	m i d a e (c т p . 5 0 7) . C e r a t o d o n t i d a e (c т p . 5 0 7) . Le p i d o s i

	renidae (стр. 511).

Порядка НЕОПРЕДЕЛЕННОГО ПОЛОЖЕНИЯ		
	.	Семья.
PALAEOSPONDYLIDAE (стр. 521).		
Отряды (ст	*Гетероструктурации*	*Целолепиды (ст*

тр. 522)	(стр. 524)	р. 524). *Dr epa nas pi dae* (стр. 525). *Psammosteidae* (стр

		.[526]). *Pteraspidae* (стр.[527]).
	Остеостракоиды (стр.[52]	*Ameleaspidы* (стр.[528]

7)	). *Cephalaspidae* (ctp.528). *Tremataspidae* (ctp.530

	).
ANASPIDA (стр. 531)	*Birkeniidae* (стр. 531).
АНТИАРХИ (стр. 532)	*Asteriolepididae* (стр. 534).
ARTHRODIRA (стр. 535)	*Coccosteidae* (с

	тр. 536).

ПОЛУХОРДОВЫЕ

АВТОР: СИДНИ Ф. ХАРМЕР, доктор медицинских наук, F.R.S.

Член Королевского колледжа в Кембридже.

ГЛАВА I

ПОЛУХОРДОВЫЕ

ХОРДОВЫЕ И ПОЗВОНОЧНЫЕ—HEMICHORDATA—ENTEROPNEUSTA—ВНЕШНИЕ ПРИЗНАКИ И ПРИВЫЧКИ—СТРОЕНИЕ—РОДЫ—РАЗВИТИЕ—ПТЕРОБРАНХИИ—*ЦЕФАЛОДИСКИ* И *РАБДОПЛЕВРА*—PHORONIDEA—*ФОРОНИДЫ* И АКТИНОТРОХИ—СХОДСТВО HEMICHORDATA.

Полухордовые, морская группа, в которую входят червеобразные баланоглоссы, во многом обязаны своим интересом тому факту, что многие зоологи считают их родственниками низших позвоночных. Эта точка зрения является одной из ряда взаимоисключающих гипотез, которые стремятся вывести позвоночных животных от различных беспозвоночных предков. Это подтверждается многими поразительными сходствами между Balanoglossus и низшими формами, которые по общему согласию считаются принадлежащими к союзу позвоночных; но следует четко понимать, что Balanoglossus является в лучшем случае сильно модифицированным современным представителем вымерших форм, которые также были предками позвоночных.

Ось позвоночника всех позвоночных образована эластичным стержнем, известным как "нотохорда" (рис. 72, 115), который сохраняется на протяжении всей жизни у некоторых низших форм, но у высших появляется только в зародыше. Универсальное распространение этой структуры рассматривалось как наиболее важная характеристика позвоночных и их союзников, которые соответственно сгруппированы в тип ХОРДОВЫХ. Представители этого типа дополнительно отличаются от других животных несколькими важными

особенностями. Из них одним из наиболее важных, по-видимому, является наличие боковых выростов глотки, которые соединяются с кожей шеи и образуют ряд отверстий, ведущих наружу. Эти структуры представляют собой жаберные щели, а у рыб их стенки образуют сосудистые складки или жабры. С появлением наземной жизни высшие позвоночные потеряли свои жабры как функциональные органы, и дыхание тогда осуществлялось совершенно другими органами - легкими. Но даже в этих случаях жаберные щели появляются у эмбриона; и остатки одной пары обычно можно распознать во взрослом состоянии даже у высших позвоночных. Другой фундаментальной характеристикой хордовых является центральная нервная система, которая полностью расположена над пищеварительным каналом, чуть дорсальнее хорды. Не только это положение нервных центров отличает хордовых от беспозвоночных, но и в развитии обнаруживается еще одно отличие. В то время как у беспозвоночных вентральный нервный канатик формируется как утолщение эктодермы или самого внешнего слоя эмбриона, у хордовых нервная система обычно формируется в виде продольной бороздки, проходящей посредине спины эмбриона. Это углубление закрывается, образуя трубку из нервного вещества, полость которой всегда сохраняется на протяжении всей жизни как "центральный канал" спинного мозга и его переднее продолжение, образующее "желудочки" головного мозга.

Хотя не все зоологи признают, что животные, рассматриваемые в этой главе, относятся к позвоночным, не может быть никаких сомнений в том, что их дыхательные органы очень напоминают типичные жаберные щели. Поскольку, более того, они обладают структурами, которые с достаточной долей вероятности можно рассматривать как согласующиеся в существенных отношениях с хордой и трубчатой спинной нервной системой позвоночных, представляется оправданным включить их в состав хордовых, которые затем подразделяются на (1) HEMICHORDATA, у которых "хордочка" встречается только на переднем конце тела; (2) UROCHORDATA (туничные или асцидии), у которых хордочка ограничена хвостом. ; (3) ГОЛОВОХОРДОВЫЕ (Amphioxus), у которых хорда проходит по всей длине тела *и головы*; (4) КРАНИАТА, у которых мозг развит как расширение центральной нервной системы, хорда не простирается дальше середины мозга и присутствует позвоночный столб. Последние, таким образом, обычно известны как позвоночные, хотя при различении "Беспозвоночных" и "Позвоночных" более логично рассматривать всех хордовых как позвоночных, поскольку беспозвоночные ни в коем случае не являются естественной группой с общими характеристиками, их объединение под одним названием просто подразумевает, что они не имеют близкого родства с позвоночными. На практике часто бывает удобно делить животных на позвоночных и беспозвоночных, но с зоологической точки зрения разделение животного царства на моллюсков и немоллюсков имело бы такое же большое или столь же малое значение.

Подтип Hemichordata[1] состоит из отрядов: -(I.) ENTEROPNEUSTA,[2] включая баланоглосса (рис. 1); (II.) PTEROBRANCHIA,[3] представлены родами *Cephalodiscus* (рис. 9) и *Rhabdopleura* (рис. 12). К ним, возможно, следует добавить (III.) PHORONIDEA, для получения *Phoronis* (рис. 13).

Отряд I. Энтеропневмония.

Червеобразные полухордовые, с многочисленными жаберными щелями, прямым кишечником и конечным анусом. Хоботок отделен узкой ножкой от простого кольцеобразного воротничка, за которым следует удлиненный хоботок.

Структура Balanoglossus, ранее единственного рода, принадлежащего к этому Отряду, но теперь разделенного[4] на роды *Ptychodera*, *Balanoglossus*, *Glossobalanus*, *Glandiceps*, *Spengelia*, *Schizocardium*, *Harrimania*, *Dolichoglossus* и *Stereobalanus*, в последние годы сформировала предмет тщательных исследований Спенгеля,[5] Бейтсона,[6] и Уилли.[7] Известно более тридцати видов длиной от 25 мм.[8] (*Pt. bahamensis*) до 2500 мм. (*B. gigas*) и по большей части обитающих на мелководье; *Glossobalanus sarniensis* встречается между отметками прилива на Нормандских островах. *Однако гландицепс талаботи* был извлечен недалеко от Марселя с глубины целых 190 морских саженей, в то время как *G. abyssicola* был найден "Челленджером" на глубине 2500 морских саженей у Западного побережья Африки.

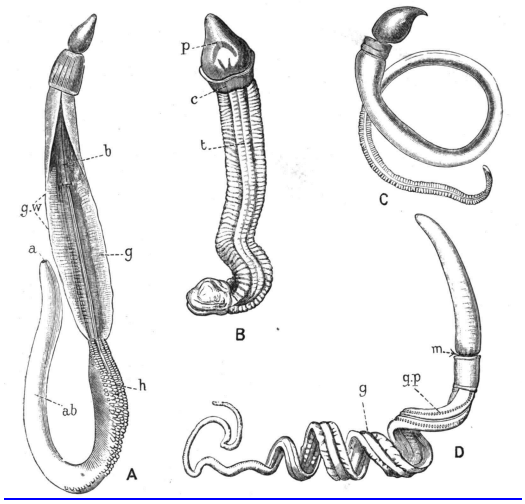


Рис. 1.-Формы баланоглосса. **A**, *Balanoglossus clavigerus*, Eschsch., Неаполь, × ½; **B**, *Glandiceps hacksi*, Mar. (неполный), Япония, × 1; **C**, *Schizocardium brasiliense*, Speng., Рио-де-Жанейро, × 1; **D**, *Dolichoglossus kowalevskii*, A.Ag ., Чесапикский залив, × 1. *a*, задний проход; *ab*, брюшная и хвостовая области; *b*, жаберная область; *c*, воротник; *g*, область гениталий; *g.p*, жаберные поры; *g.w*, крыло гениталий; *h*, область печени; *m*, положение рта; *p*, хобот; *t*, туловище. (**A**, **B** и **C** от Шпенгеля; **D** от Бейтсона.)

Balanoglossus, крупнейший род, ныне признанный Шпенгелем, по-видимому, распространен практически по всему миру; *Schizocardium* зарегистрирован по обе стороны Южной Америки; *Glandiceps* из Атлантики, Средиземного моря, Японии и Индийского океана; *Spengelia* из Южной части Тихого океана; и другие виды от Белого моря до Новой Зеландии. Средой обитания обычно является песок или щебнистый песок, в котором животное образует своего рода трубку с помощью обильной слизи, выделяемой его кожей. *Долихоглоссус ковалевский* (рис. 1, D), по словам Бейтсона,[9] обитает между отметками прилива на глубине около восьми дюймов. Большая часть тела свернута ровной спиралью, похожей на пробковый винт, в то время как передний конец, включая переднюю часть жаберной области, поддерживается в вертикальном положении. Задний конец также удерживается вертикально и может перемещаться вверх и вниз в вертикальном отверстии шахты на поверхности, что позволяет животному выбрасывать непереваренный песок из заднего прохода.

Окраска баланоглосса часто блестящая. У *Д. Ковалевского*[10]: — "Хоботок" (см. рис. 1, Б, *p*) желтовато-белый; "воротник" (*c*) ярко-красно-оранжевый (особенно у самцов) с белым кольцом сзади; "туловище" (*t*), подразделение которого на "жаберную", "генитальную", "печеночную", "брюшную" и "хвостовую" области лучше обозначено у других видов (рис. 1, A, *b*, *g*, *h*, *ab*) оранжево-желтый, переходящий в зелено-желтый в полупрозрачной хвостовой области. Область гениталий серая у самок и желтая у самцов, половое различие в окраске является обычным явлением для Enteropneusta. Печеночные сосочки других видов могут быть ярко-зелеными.

Запах *Д. ковалевского* напоминает запах "хлористой извести с примесью фекалий", в то время как запах *Balanoglossus aurantiacus* наводит на мысль о йодоформе. Говорят, что все энтеропневмы имеют более или менее неприятный запах. Известно, что один из видов баланоглоссов интенсивно фосфоресцирует.[11]

Рот (рис. 7, *m*) расположен на брюшной стороне, у основания хоботка, и скрыт свободным передним краем воротничка, который окружает тонкий "стебелек хоботка" (рис. 3, *p.s*). Животное обладает уникальной особенностью - оно не может закрыть рот;[12] и, таким образом, когда оно роет норы в земле, песок, попадающий в пищеварительный канал, выходит из него непрерывным столбом через конечный задний проход.[13] Большие свернутые "отливки", образованные таким образом между отметками прилива, позволяют опытному коллекционеру определить присутствие Balanoglossus; а у вида из Вест-Индии, описанного Уилли[14], они настолько велики, что образуют "важную особенность ландшафта во время отлива".

Основными действующими лицами при рытье нор являются хоботок и ошейник. Животное, за которым наблюдал Шпенгель, ткнуло кончиком своего хоботка в песок, при этом по поверхности хоботка прошли волны мышечных сокращений . Сначала животное продвигалось медленно, но ошейник, оказавшись окруженным песком, вскоре превратился в точку сопротивления, с помощью которой хоботок мог зарыться еще глубже. Животное быстро исчезло, как только первые две области его тела были заняты рытьем нор[15]

Это действие частично обусловлено работой мышц стенки тела, но в основном благодаря способности хоботка и воротничка набухать. Шпенгель заметил, что эти части тела становятся вялыми, когда животное вынимают из воды, и могут снова набухнуть только тогда, когда его снова помещают в воду; и, таким образом, справедливо можно заключить, что увеличение происходит из-за приема воды. Вероятно, на самом деле это наиболее важная функция "поры хоботка" и "пор воротничка", которые описаны ниже.

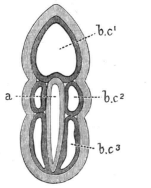


Рис. 2.—Схема дорсального вида баланоглосса-эмбриона после формирования полостей тела: *a*, Пищеварительный канал; *б.в.*[1], полость тела хоботка; *б.в.*[2], воротничок; *б.в.*[3], туловище. (От Бейтсона.)

Полости тела.—Существование пяти отдельных полостей тела (рис. 2) является одним из наиболее фундаментальных фактов в анатомии баланоглосса. Первая полость тела, или полость хоботка (*b.c*[1]), одинарная и непарная; вторые полости тела (*b.c*[2]) представляют собой парные пространства, по одному с каждой стороны воротника; третьи полости тела (*b.c*[3]) также парные и соответствуют туловищу. Хотя между последовательными полостями тела нет связи, в определенных областях имеются сообщения между двумя полостями одной и той же пары. Каждая из парных полостей одновременно представляет собой замкнутое боковое пространство между кожей и пищеварительным трактом. По мере того как два пространства, составляющие пару, растут навстречу друг другу, как над, так и под пищеварительным каналом, они настолько плотно прилегают друг к другу, что остаются разделенными только своими сросшимися стенками. Таким образом формируются дорсальная и вентральная брыжейки (рис. 4, *d.m*, *v*), причем первая является единственной, сохранившейся у высших позвоночных. Полости тела взрослого человека в значительной степени маскируются соединительной тканью и мышцами.

Задняя часть полости хоботка разделена выступающим вперед отростком хорды (рис. 3, *n*) на дорсальную и вентральную части. Дорсальная полость при расширении назад далее подразделяется на правую и левую половины, последняя обычно открывается дорсально наружу на стебле хоботка асимметричной "хоботковой порой" (*n.n.*). Однако могут встречаться две симметричные поры хоботка или срединная пора, соединенная с левым отделом полости хоботка. Это могут быть индивидуальные вариации в пределах одного вида или могут проявляться как нормальная особенность вида.

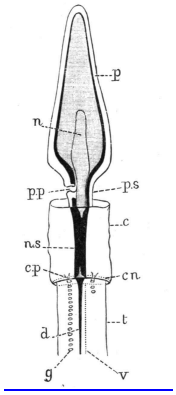


Рис. 3.Вид со спины на передний конец тела *Dolichoglossus kowalevskii*, × 3. *c*, воротник; *c.n*, круговой нерв; *c.p*, воротниковая пора; *d*, спинной нерв; *g*, жаберная пора; *n*, хорда; *n.s.*, центральная нервная система, показаны передняя и задняя нейропоры; *p*, хоботок; *p.p.*, поры хоботка; *p.s*, стебель хоботка; *t*, ствол; *v*, брюшной нерв. Нервное сплетение хоботка представлено черной линией. (В честь Бейтсона.)

Полости воротника открываются двумя "порами-воротничками" (рис. 3, *см. п.*), расположенными на заднем конце воротника, в первую пару жаберных мешочков, рядом с их внешним отверстием. Уилли недавно описал[16] рудиментарные поры в связи с "перигемальными пространствами", парой расположенных дорсально выростов третьих полостей тела в воротниковой области. Узкие "перифарингеальные пространства", а также выступающие вперед третьи полости тела, у некоторых видов плотно прилегают к глотке.

Стенки тела и нервная система.Стенка тела (рис. 4) снаружи состоит из толстого реснитчатого эпидермиса (*e*), содержащего многочисленные клетки желез, которые выделяют обильную слизь. Под эпидермисом находится базальная мембрана, в то время как более внутренне расположены слои мышц, расположение которых отличается в разных частях тела и у разных видов.

Нервная система состоит из сплетения клеток и волокон, которые лежат в базальной части эпидермиса всех частей тела животного, за пределами базальной мембраны; более толстые участки сплетения образуют определенные нервные пути. Эта тесная связь между эпидермисом и нервной системой обычно ограничивается эмбриональной жизнью у других животных.

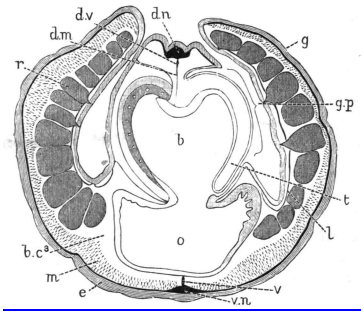


Рис. 4.—*Птиходера багамская*, Багама. Поперечный разрез через жаберную область. *b*, жаберная часть глотки; *b.c*³, третья полость тела; *d.m*, спинная брыжейка; *d.n*, спинной нерв; *d.v*, спинной сосуд; *e*, эпидермис с нервным слоем (черным) у основания; *g*, крыло гениталий; *g.p*, жаберная пора, нарушенная на язычной пластинке (*t*); *l*, боковая перегородка; *m*, продольные мышцы; *o*, пищевод или пищеварительная часть глотки; *r*, репродуктивный орган; *t*, язычная пластинка; *v*, брюшная брыжейка и брюшной сосуд; *v.n*, брюшной нерв. (По Шпенгелю.)

Основными нервами баланоглосса являются спинной и вентральный тракты в области туловища (рис. 4, *д.н.*, *в.н.*), кольцевой тракт (рис. 3, *с.н.*), соединяющий их у заднего края воротника, и сильная концентрация нервной ткани вокруг всего стебля хоботка и заднего конца хоботка (рис. 3). В области воротничка нервная система достигает своего наивысшего развития, принимая форму срединного канатика, проходящего над пищеварительным каналом. Этот проводник, известный как центральная нервная система (рис. 7, *н.у.е.*), проходит через полость воротничка, но соединен с эпидермисом на каждом конце. Таким образом, спереди он становится непрерывным с нервным слоем на стебле хоботка, в то время как сзади переходит в спинной и круговой нервные пути. Почти во всех случаях эпидермис вдавливается в спинной мозг в тех местах, где он переходит в кожу, в виде передней и задней "нейропор" (рис. 3). Поперечный разрез, проходящий через крайний передний или задний конец ошейника, соответственно, показывает трубчатую нервную систему. У некоторых видов, таких как *Glossobalanus sarniensis* и *Ptychodera flava*, центральный канал, открывающийся спереди и сзади, существует по всей длине центральной нервной системы, в то время как у *G. minutus* канал такого рода встречается у молодого животного, но не у взрослой особи. Центральная нервная система развита в виде продольной спинной бороздки у личинки,[17] и аналогичным образом у воротничка, который образуется в результате регенерации после травмы.[18] Баланоглосс, таким образом, обычно снабжен спинной, трубчатой центральной нервной системой, и хотя это устройство не

выходит за пределы воротника, оно демонстрирует примечательное сходство с позвоночными животными.

В некоторых случаях центральная нервная система связана с дорсальным эпидермисом различным количеством (1-17) срединных "корешков", которые Бейтсон сравнил с дорсальными корешками спинномозговых нервов Amphioxus и, вероятно, являются остатками эмбриональной связи воротниковой нервной системы с дорсальным эпидермисом.

Пищеварительный канал.Рот (рис. 7, *м*) широко выходит в пищеварительный канал, который, проходя через воротничок, попадает в жаберную область, где характеризуется наличием коммуникаций с внешней средой. Они, жаберные щели, развиваются, как и у позвоночных, в виде парных выростов пищеварительного канала, и с возрастом на заднем конце жаберной области постоянно формируются новые жаберные щели. Максимальное количество жаберных щелей и протяженность жаберной области ни в коем случае не являются одинаковыми для всех Enteropneusta. Таким образом, у *Dolichoglossus otagoensis*, как говорят, не более 12 пар, у *Glossobalanus minutus* всего 40 пар, в то время как у *Balanoglossus aurantiacus* может быть до 700 пар. У *белой птиходеры* вариация настолько велика, что Вилли различает[19] два экстремальных состояния, таких как "макробранхиат" и "брахибранхиат" соответственно, хотя встречаются и промежуточные условия. Следует отметить, что баланоглоссус сходен с амфиоксусом в неопределенном количестве жаберных щелей.

Жаберные щели обычно имеют форму так называемых "жаберных мешочков" (рис. 5, 6, *puc.s*). Каждая обычно открывается наружу небольшой порой (рис. 1, D, 5, *puc.p*) или щелью, расположенной на спинной стороне в неглубокой продольной бороздке недалеко от средней линии. Жаберный мешок имеет целую собственную стенку и находится между пищеварительным каналом и стенкой тела, сообщаясь с первым через **U**-образную щель. В то время как вид животного со спины, таким образом, показывает линейный ряд простых пор, вид глотки изнутри выглядит так, как показано на рис. 5.

На заднем конце глотки внутреннее отверстие развивающегося жаберного мешка круглое. Немного дальше вперед дорсальная сторона поры вдавливается в виде полумесяца, который удлиняется в дорсо-вентральном направлении и превращается в **U**, две ветви которого почти разделены массой ткани, так называемым "язычком" (рис. 5, *t*). Особый интерес этого способа развития заключается в том, что он идентичен тому, что происходит у Amphioxus (стр. 120), который, по всеобщему признанию, принадлежит к хордовым.

Жаберные мешки баланоглосса плотно прилегают друг к другу, задняя стенка одного из них соприкасается с передней стенкой следующего и образует "жаберную перегородку" (*b.s.*). Как перегородки, так и язычковые стержни поддерживаются хитиновыми стержнями, которые представляют собой особые утолщения мембраны у основания их эпителия. В каждом язычке имеется по два стержня, разделенных промежутком полости тела (рис. 5, 6), и только по одному стержню в каждой перегородке. Первоначально у этой формы —ՈՈ ՈՈ-стержни соединялись парами, объединенные конечности образовывали единый стержень каждой жаберной перегородки. В этом отношении мы снова видим сходство между Balanoglossus и Amphioxus, за исключением того, что у последнего сращение происходит на

один шаг дальше, и два стержня язычной перекладины соединяются, подобно стержням жаберной перегородки. Последние, так называемые "первичные" скелетные стержни Amphioxus, раздвоены вентрально, как у Balanoglossus (рис. 5).

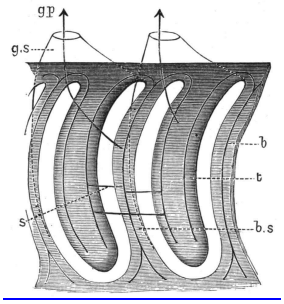


Рис. 5.Схема двух жаберных мешков баланоглосса, вид изнутри глотки. *b*, Жаберный скелет, состоящий из одного раздвоенного стержня в каждой жаберной перегородке (*b.s.*) и двух стержней в каждом язычном стержне; *g.p*, жаберная пора, открывающаяся на спинной поверхности туловища; *g.s.*, жаберный мешок; *s*, синаптикул (показаны только один или два); *m*, язычок—перекладина. Стрелки указывают на сообщения жаберных мешков с внешней поверхностью и с глоткой.

У Amphioxus, как и у большинства Enteropneusta, соседние стержни соединены через определенные промежутки хитиновыми "синаптиками" (рис. 5, *s*), которые пересекают одну или другую половину жаберной щели. У *долихоглосса*, где отсутствуют синаптики, язычные прутья могут быть вывернуты наизнанку при легком надавливании, а затем выступать наружу через жаберные поры.

Разделение жаберной области пищеварительного канала на две части, как показано на рис. 4, характерно для *глоссобалануса* и его союзников. У *долихоглоссов* и *гландицепсов* такого сужения нет, область, занимаемая жаберными щелями, представляет собой всего лишь дорсальную половину трубки простого круглого сечения. *Schizocardium* (рис. 6) согласуется с Amphioxus в том факте, что жаберные щели занимают почти всю стенку глотки; единственными частями, не перфорированными жаберными щелями, являются небольшие спинная и вентральная части.

У *птиходеры* (рис. 4) жаберные мешки практически отсутствуют. **U**-образные щели в стенке глотки, таким образом, открываются непосредственно наружу,[20] и их можно увидеть снаружи. У видов, имеющих такое расположение, половые крылья сильно развиты, так что они выгибаются дугой над задней частью жаберной области. Жаберные щели, таким образом, открываются в своего рода "предсердие", напоминающее предсердие Amphioxus по отношению к жаберным щелям и по наличию органов размножения на внешней стороне, но отличающееся от него расположением сзади глотки.

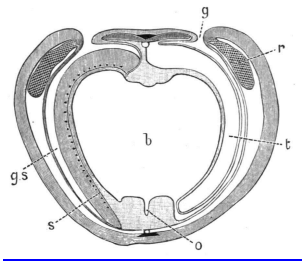


Рис. 6.—*Бразильский шизокардий*; поперечный разрез жаберной области, показывающий большую протяженность жаберной части (*b*) глотки; часть пищевода (*o*) уменьшена до простой бороздки; *g*, жаберная пора; *g.s*, жаберный мешок; *r*, репродуктивный орган; *s*, синаптикула (см. рис. 5); *t*, язычок-перекладина. Мышцы стенки тела не обозначены: в остальном рисунок соответствует рис. 4, за исключением отсутствия крыльев гениталий в этой области тела. (В честь Шпенгеля.)

На определенном расстоянии позади жаберной области пищеварительный канал у *балоноглосса* и *шизокарда* превращается в ряд выростов, в которые пища не проходит. Эти "печеночные мешочки" дают начало соответствующим складкам (рис. 1, A, *h*) на спинной стенке тела, что является заметным внешним признаком вида, у которого они присутствуют. Наиболее интересной особенностью пищеварительного тракта в этом регионе является наличие у некоторых видов пор, возможно рудиментарных жаберных щелей, ведущих от него наружу.

Хорда и скелет.Структура, которую Бейтсон сравнивал с хордой позвоночных, представляет собой полый дорсальный вырост пищеварительного канала воротниковой области (рис. 7, *n*). Вблизи своего истока он тонкий, но в хоботке расширяется в сравнительно крупный орган, который в большинстве случаев сохраняет свою полость. Его клетки имеют вакуолизированный вид, что напоминает тонкую структуру хорды позвоночных. У *шизокарда* и *гландицепса*орган образует тонкий "червеобразный отросток" (*v*), который простирается почти до кончика хоботка.

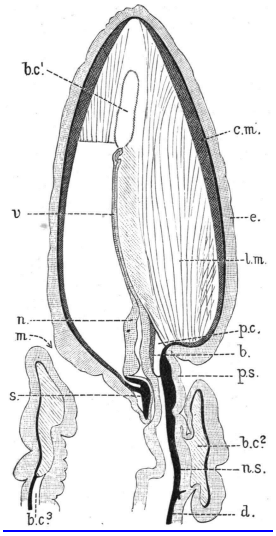


Рис. 7.—*Бразильский шизокардий*; продольный, срединный разрез хоботка, воротничка и первой части туловища; *b*, основное кровеносное пространство хоботка; *b.c*¹, *b.c*², *b.c*³, первая, вторая и третья полости тела; *c.m*, круговые мышцы

хоботка; *e*, эпидермис ; *l.m*, продольные мышцы хоботка; *m*, рот; *n*, хорда; *n.s.*, центральная нервная система, непрерывная с субэпидермальным нервным сплетением (черным) хоботка и со спинным нервом (*d*); *p.c.*, перикард; *p.s.*, стебель хоботка; *s*, скелет хоботка; *v*, червеобразный отросток хорды. (В честь Шпенгеля.)

Основной опорой стебля хоботка является "скелет хоботка" (*s*), **Y**-образный орган, средняя часть которого находится под основанием хорды, его расходящиеся ножки отходят назад вдоль внешней стороны пищеварительного канала воротничка. Скелет хоботка, как и жаберный скелет, представляет собой особое развитие бесструктурной мембраны, которая находится у основания слоев клеток баланоглосса, и у большинства видов он растет просто за счет отложения хитиновых пластинок из хорды и из вентрального эпидермиса стебля хоботка.

Однако у некоторых видов, и особенно у *Balanoglossus aurantiacus* и *Glandiceps*, первичный скелет оказывается окруженным обширным развитием вторичного хрящевого скелета, состоящего из бесструктурного вещества, в которое из соседних полостей хоботка и воротничка выходят клеточные выросты. Нельзя упускать из виду возможность связи между этой тканью, в большей или меньшей степени окружающей часть хорды, и хрящом позвоночных.

Хвостовая область может быть усилена (?) "пигохордом"[21], который является срединным производным пищеварительного канала на его брюшной стороне.

Сосудистая система и хоботок-Железа.—Основными сосудами являются дорсальный и вентральный сосуд (рис. 4, *d.v*, *v*), лежащие в соответствующих брыжейках. Детали сосудистой системы сложны и до конца не изучены, а почти бесцветный характер крови затрудняет их исследование. Однако можно отметить следующие моменты. Говорят, что кровь проходит вперед по дорсальному сосуду, который, подобно вентральному сосуду и паре боковых сосудов в области печени, обладает сократительной способностью. В воротничке спинной сосуд находится между двумя перигемальными промежутками, на дорсальной стороне основания хорды. Основное кровеносное пространство в хоботке (рис. 7, *b*) находится между хордой (*n*) и органом, известным как "сердечный пузырь" или "перикард" (*p.c*). Последний имеет мышечные стенки и ритмично сокращается в личинке. Его поведение у взрослого человека не так легко понять, но вполне вероятно, что, хотя он и не сообщается с сосудистой системой, его сокращения разгоняют кровь, содержащуюся в пространстве непосредственно под ним. Кровь, пройдя к железистому органу, "хоботковой железе" или "клубочку", который находится по бокам и перед хордой, по-видимому, проходит через воротничок к брюшному сосуду. Различные системы сосудов соединены с кожей, жабрами, пищеварительным трактом и органами размножения.

Функция железы-хоботка, возможно, экскреторная. В этом случае вероятно, что поры хоботка устраняют продукты жизнедеятельности, выделяемые железой в переднюю полость тела, хотя Вилли не поддерживает эту точку зрения.

Репродуктивные органы.—Полы разделены, репродуктивные органы состоят из ряда простых или разветвленных желез, которые расположены вдоль дорсо-латеральных линий передней части тела; обычно встречаются по всей жаберной и генеративной областям и заканчиваются в начале печеночной области. Репродуктивные органы могут переходить в

большие расширения стенки тела, известные как "крылья гениталий", специально развитые у некоторых видов *Balanoglossus* и *Ptychodera* (рис. 1 A, 4).

Stereobalanus canadensis, вид с длинными щелевидными наружными жаберными порами, интересен тем, что обладает хорошо развитым половым крылом как дорсально, так и вентрально от ряда жаберных пор с каждой стороны.

Каждая репродуктивная железа открывается своей собственной порой или порами непосредственно наружу. На одном поперечном разрезе может располагаться несколько желез и пор.

Согласно Шпенгелю, нет определенной связи между количеством репродуктивных органов и количеством жаберных мешков или выростов печени. Таким образом, единственная определенная сегментация, демонстрируемая балоноглоссом, - это разделение на три области, которое так отчетливо видно по расположению полостей тела; хотя жаберные мешки могут указывать на зарождающуюся дальнейшую сегментацию большей части тела. В этой связи интересно отметить утверждение Макбрайда[22] о том, что полость тела Amphioxus развивается у эмбриона в виде пяти полостей, как и у Balanoglossus; сегментированная часть тела формируется путем вторичной сегментации третьих полостей тела.

Регенерация.Баланоглосс, как и *форонис* (стр. 30), обладает огромной способностью восстанавливать утраченные части тела. Задняя часть тела легко восстанавливается, в то время как Шпенгель показал[23], что даже хоботок, воротник и жаберная область могут быть регенерированы, по-видимому, из фрагмента тела.

Роды Enteropneusta.—Шпенгель, монография которого незаменима для каждого изучающего Enteropneusta, ранее предлагал разделить старый род *Balanoglossus* на четыре; но теперь он признает не менее девяти.[24] Некоторые из наиболее важных признаков приведены ниже, но для описания расположения мышц, важного с систематической точки зрения, необходимо обратиться к оригинальным источникам.

A. Хорда с червеобразным отростком (рис. 7, *v*); перикард с более или менее развитым передним дивертикулом. ..... Железистые

(*a*) Присутствуют печеночные мешочки и синаптики; жаберные щели почти равны глотке по глубине, так что вентральная, не жаберная часть глотки сведена к простой бороздке (рис. 6); нервные корешки отсутствуют; дивертикул перикарда длинный. ..... *Шизокардия*, англ.

(*b*) Печеночные мешочки отсутствуют;[25] вентральная часть глотки хорошо развита; дивертикул перикарда короткий.

(i.) Синаптики и нервные корешки отсутствуют. ..... *Железистая мышца*, Speng.

(ii.) Присутствуют синаптики; присутствуют или отсутствуют нервные корешки; область гениталий с кожными ямками. ..... *Спенгелия*, Уилли.

B. Хорда без червеобразного отростка; перикард простой; вентральная часть глотки большая и иногда более или менее отделена от жаберной части (рис. 4).

(*a*) Присутствуют печеночные мешочки,[26] синаптики и нервные корешки. ..... Птиходериды

(i) Крылья гениталий хорошо развиты.

(α) Жаберные мешки, открывающиеся длинными щелями. ..... *Ptychodera*, Eschsch.

(β) Жаберные мешочки, открывающиеся мелкими порами. ..... *Balanoglossus*, Delle Chiaje.

(ii) Крылья гениталий слабо развиты. ..... *Глоссобалануc*, Speng.

(*b*) Печеночные мешочки, синаптики и нервные корешки отсутствуют. ..... HARRIMANIIDAE

(i.) Хоботок длинный; одна хоботочная пора. ..... *Долихоглосс*, Speng.

(ii.) Хоботок короткий; поры на двух хоботках.

(α) Две пары крыльев половых органов. ..... *Stereobalanus canadensis*, Speng.

(β) Нет крыльев гениталий. ..... *Гарримания*, Риттер.

Название *Balanoglossus* было введено Делле Чиахе в 1829 году для *B. clavigerus* (рис. 1, A) из окрестностей Неаполя. Как показал Шпенгель, его этимология была во многом неправильно понята. Вторая половина названия отсылает к воображаемому сходству между баланоглоссом с его сильно развитыми крыльями гениталий и языком быка. βάλανος означает "желудь", и обычно предполагалось, что это название было предложено из-за сходства хоботка, выступающего из воротничка, с желудем в чашечке, вид, который находит свое выражение в названии "Эйхельвурм", используемом немецкими зоологами. Но идея, высказанная Делле Чиахе, на самом деле заключалась в сходстве между воротником *баланоглосса* и внешней оболочкой *балануса*, ракушки или "желудевой раковины", встречающейся повсюду на скалах между отметками прилива.

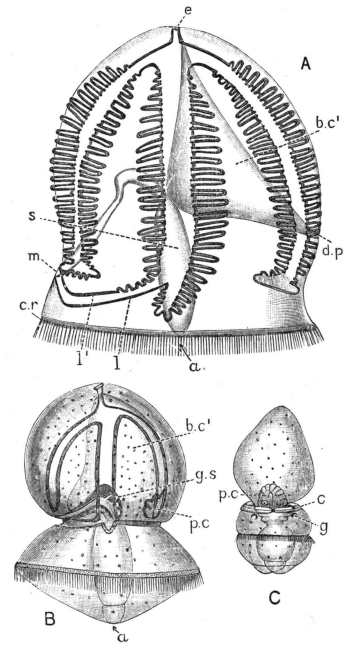


Рис. 8.—Метаморфоза баланоглосса, вероятно, *Balanoglossus biminiensis* Уилли, Багамские острова. Все рисунки увеличены в одном масштабе (× 14). **A**, полностью развитая свободно плавающая личинка, или *торнария*, вид сбоку; **B**, начало метаморфозы, вид сбоку; **C**, более поздняя стадия, вид сзади. Увеличение в размерах происходит после этой стадии; *a*, задний проход; *b.c*^{1}, полость тела хоботка; *c*, воротник; *c.r*, поперечное реснитчатое кольцо; *d.p* (в **A**), дорсальная пора (= хоботок-пора), видимая также в **C** с левой стороны, сразу за контрольной линией *p.c*; *e*, глаза и сенсорное утолщение кожа (на **A**); *g*, жаберная пора; *g.s*, жаберные мешочки, развивающиеся как выросты из пищеварительного канала; три

уже присутствуют на **B**, но лучше видны на **C**, на котором они все еще без отверстий наружу; *l*, задняя часть продольной полосы ресничек; *l'*, ее преоральная часть; образуются как *l*, так и *l* (на **A**) в щупальца, над которыми обвита полоса ресничек; желобок в середине рисунка, между *l* и *l'*, проводит пищу по поперечному желобку в рот (*m*); *p.c.*, кровеносное пространство хоботка и перикарда ("сердца" личинки); *s*, желудок. (В честь Моргана).

Разработка.Свободно плавающая личиночная стадия балаоглосса известна как *торнария* (рис. 8, A). Известно несколько различных форм личинки,[27] хотя пока невозможно с уверенностью отнести их к соответствующим взрослым особям.

Торнария была описана и названа Йоханнесом Мюллером, который считал ее личинкой Морской звезды,[28] несмотря на свои глубокие знания о развитии этих животных. Его правильное систематическое положение было впервые продемонстрировано Мечниковым в 1869 году.

Личинка отличается от многих других пелагических форм чрезмерной прозрачностью. Форма, описанная Шпенгелем как *T. grenacheri*, достигает замечательной длины в 9 мм. (почти ⅖-й дюйм).

Взрослая личинка обычно яйцевидной формы, и сложная "продольная" полоса ресничек проходит несколькими петлями по ее передним двум третям. При виде сбоку часть поверхности, ограниченная реснитчатой лентой, выглядит как **буква "T"** с двойным контуром, при этом поперечины загнуты вниз с каждой стороны, образуя подобную якорю кривую, середина которой находится на переднем полюсе личинки. У *T. krohni*, который встречается на нашем южном побережье,[29] реснитчатая полоса имеет волнистый ход. У личинки из Вест-Индии[30], показанной на рис. 8a, реснитчатая полоса образуется в многочисленные щупальца, которые окаймляют стороны **Т-образных**участков или бороздок поверхности. Эти бороздки и окаймляющие их реснички используются для подачи пищи в рот.[31] На вершине личинки находится утолщение (*e*) эктодермы с двумя глазными пятнами. Главный двигательный орган представляет собой простую поперечную полосу (*c.r*) из "мембранелл", вибрирующих структур, состоящих из сросшихся ресничек. Рот (*m*) на брюшной стороне ведет в пищевод, а тот - в желудок (*s*). Последний отделен заметным сужением от кишечника, который открывается задним проходом (*a*) у заднего полюса.

На спинной стороне находится пора, "дорсальная пора" (*d.p.*), которая ведет в тонкостенный мешочек (*b.c*[1]), предназначенный для того, чтобы стать полостью хоботка взрослой особи. Справа от дорсальной поры находится пульсирующее "сердце", которое, по-видимому, становится перикардом взрослой особи. Борн и Спенгель рассматривают его как правую полость хоботка. У более старых личинок вторая и третья полости тела выглядят как парные тонкостенные мешочки, находящиеся в тесном контакте с задней частью желудка. Кожа очень тонкая, и пять полостей тела почти не заполняют пространство между ней и пищеварительным каналом. Это пространство по большей части стирается из-за увеличения полостей тела, и его последние остатки сохраняются, как и у многих других животных,[32] в виде сосудистых пространств взрослой особи.

У *Dolichoglossus kowalevskii*и, вероятно, у других видов с крупными яйцами,[33] развитие продолжается постепенными стадиями до взрослой формы, и стадия торнарии не пройдена. Непрозрачный молодой зверек, вылупившись, ползает по илистому песку, в котором находится взрослая особь, позже передвигаясь подобно пиявке, попеременно прикрепляясь к ней двумя концами. Молодые стадии были изобретательно получены Бейтсоном, которому мы обязаны нашими знаниями о развитии этого вида,[34] путем отстаивания большого количества грязи после перемешивания, при этом слой с удельным весом, соответствующим весу молодого баланоглосса, затем отделялся с помощью сифона. Таким образом, молодые стадии, ранее содержавшиеся в нескольких центнерах грязи, были легко собраны в пинту воды. Морган рекомендует обработать слой, полученный аналогичным способом, пикриновой кислотой, которая окрашивает молодого баланоглосса в желтый цвет.

Эмбрион рано становится "бластосферой" или полым пузырьком, образованным из одного слоя клеток. Одна половина этого слоя инвагинируется, или выталкивается в другую половину, и таким образом развивается "гаструла", полостью которой является "архентерон", и два клеточных слоя соответственно "эктодерма" и "энтодерма". "Бластопор", или отверстие для инвагинации, находится на заднем полюсе личинки, где оно сужается и закрывается, вокруг него развивается двигательная поперечная полоса ресничек. Никаких других полосок ресничек при такой форме развития не появляется. Хоботок выделяется снаружи появлением круглой бороздки ближе к середине; а за этой бороздкой появляется вторая, которая образует заднюю границу воротничка. Личинка, которая теперь напоминает рис. 8 C, обычно вылупляется на этой стадии. Появляются две жаберные щели, а рот и задний проход перфорированы; задний проход находится в положении бластопора.

Полости тела сформированы как пять производных архентерона. Одна из них непарная и становится полостью хоботка, в то время как остальные представляют собой парные полости воротника и туловища (см. рис. 2). Существует некоторая неопределенность относительно происхождения полостей тела свободноплавающих торнарий, хотя представляется наиболее вероятным, что они развиваются либо из стенки желудка или кишечника,[35] или из рассеянных клеток мезодермы[36], которые находятся в полости сегментации.

Метаморфоза торнарии сопровождается значительным уменьшением в размерах,[37] вероятно, из-за потери воды; по этой причине и одновременного утолщения кожицы личинка теряет свою прозрачность.

На внешние особенности метаморфозы в достаточной степени указывает рис. 8, где реснитчатые полосы окончательно исчезают. Спинная пора сохраняется в виде хоботковой поры; хорда и многочисленные жаберные щели развиваются как выросты пищеварительного канала, репродуктивные органы появляются, вероятно, из мезодермы,[38] туловище тем временем удлиняется, так что приобретаются пропорции взрослой особи.

Порядок II. Птеробранхии.

Tubicolous Полухордовые, с одной парой жаберных щелей или нет, **у***-образная-кишечного тракта, и спинной анус, расположенный недалеко от устья. Хоботок уплощен вентрально в большой "щечный диск", его основание покрыто дорсально воротником, который образует две или более щупальцеобразных ветви. Ствол короткий, переходит в черешок. Размножение происходит почкованием*.

Эта группа состоит из двух родов *Cephalodiscus* (рис. 9) и *Rhabdopleura* (рис. 12). Последний, впервые извлеченный Г.О. Сарсом в 1866 году на глубине 120 морских саженей от Лофотенских островов, был включен в каталог глубоководных животных, опубликованный его отцом М. Сарсом в 1868 году, как *Halilophus mirabilis*, название, которое было заменено на *Rhabdopleura normani*, Allman,[39] на основе образцов, извлеченных каноником Норманом на глубине 90 морских саженей у Шетландских островов.

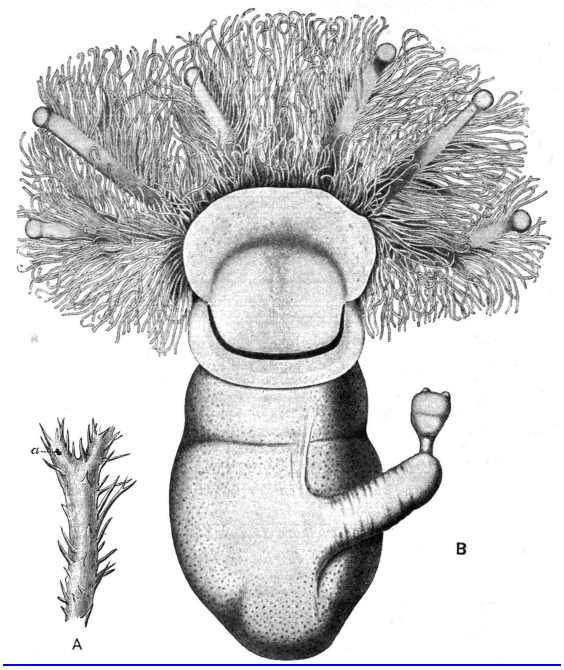


Рис. 9.—*Cephalodiscus dodecalophus*, М'Интош, Магелланов пролив; **A**, небольшая часть общего "дома", × 1; *a*, одиночная особь, показанная также как **B**, × 65; видны шесть щупалец, принадлежащих ошейнику, вырастающих из-за хоботка или "щечного диска". У него есть серповидная пигментная полоса, параллельная задней границе, которая скрывает рот. Справа виден стебель с бутоном, на котором уже видны зачатки двух щупалец. (После М'Интоша, **B** от Паркера и Хасвелла.)

Структура *рабдоплевры* была описана Sars,[40] Ланкестером,[41] и Фаулером.[42] *R. normani* распространен в некоторых норвежских фьордах на глубине 40 морских саженей и более и был зарегистрирован Фаулером из группы Тристан д'Акунья в S. Атлантический океан; *R. compacta* был найден у северо-восточного побережья Ирландии[43] и недалеко от Роскоффа, на северном побережье Бретани; в то время как формы, описанные Джульеном[44] как *R. grimaldii* и *R. manubialis*, были извлечены из воды у Азорских островов. Недавно я нашел фрагмент *рабдоплевры* из Южной Австралии. Сомнительно, насколько сильно различаются эти виды.

Цефалодискус додекалофус[45] был обнаружен в Магеллановом проливе во время плавания "Челленджера" на глубине 245 морских саженей и недавно был вновь обнаружен на более мелководье в том же районе Шведской антарктической экспедицией. Другой *цефалодиск*, в настоящее время неописанный, был добыт доктором Левинсеном в 100 морских саженях от побережья Японии; в то время как голландская экспедиция, проведенная "Сибогой", привела к открытию двух других экземпляров, один с рифа, расположенного недалеко от отметки отлива на побережье Борнео, другой - в 41-52 морских саженях от острова Целебес. Эти три экземпляра заметно отличаются друг от друга и от "претендентского" экземпляра *C. dodecalophus*, и вполне вероятно, что все они принадлежат к новым видам. Появление глубоководного животного на большом расстоянии от местности, в которой оно было впервые обнаружено, само по себе не вызывает большого удивления; но в данном случае две из недавно открытых форм обитают на мелководье, и одна из них на самом деле

прибрежная. Появление такого большого количества видов *Cephalodiscus* в восточных водах наводит на мысль, что Тихий или Индийский океан может быть штаб-квартирой рода, который может оказаться гораздо меньшей редкостью, чем до сих пор предполагалось. Результаты экспедиции "Сибога" свидетельствуют о том, что абиссальные животные могут мигрировать на сравнительно мелководье Малайского архипелага.

Цефалодискус и *Рабдоплевра* отличаются способностью давать почки. У первых они возникают из верхушки стебля, который отходит на брюшной стороне тела, и обламываются по достижении определенного возраста; у вторых они не становятся свободными, и образуется колония, состоящая из ползучего "столона", от которого через определенные промежутки времени отходят вертикальные ветви, каждая из которых заканчивается особью колонии. *Головоногий диск* образует студенистый "домик" (рис. 9, А), в проходах которого находится большое количество свободных особей вместе с их яйцами и эмбрионами. *Рабдоплевра* (рис. 12) защищена цилиндрическими трубками, одна из которых соответствует каждому индивидууму.

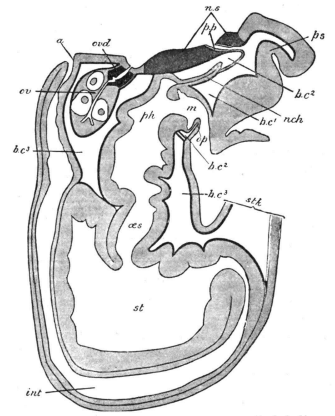


Рис. 10.— Продольный срединный разрез *Cephalodiscus dodecalophus*. *a*, задний проход; *b.c.*¹, *b.c.*², *b.c.*³, первая, вторая и третья полости тела; *int*, кишечник; *m*, рот; *nch*, хорда; *n.s.*, центральная нервная система; *oes*, пищевод; *op*, крышечка, вентролатеральная часть воротника; *ov*, яичник; *ovd*, пигментированный яйцевод; *ph*, глотка; *p.p*, хоботковая пора; *ps*, хоботок; *st*, желудок; *stk*, ножка.

Головоногий диск, хотя и не превышает двух-трех миллиметров в длину, снабжен практически всеми важными органами, которыми обладают балланоглоссы. Его хоботок или "щечный щит" (рис. 10, *ps*) представляет собой крупную уплощенную структуру, которая нависает и полностью скрывает рот. Передняя полость тела открывается наружу двумя симметрично расположенными порами-хоботками (*p.p.*), как раз перед кончиком хорды (*nch*). Воротник, имеющий парные полости тела, образуется дорсально из 4-6 пар плюмажеобразных рук, которые несут огромное количество перисто расположенных щупалец. Дужки, которые могут заканчиваться раздутой луковицей,[46] имеют вентральные бороздки, по которым пища, несомненно, попадает в рот с помощью цилиарных токов. Передний край брюшной половины воротника вытянут в узкий клапан или крышечку (рис. 11, *op*), перед которым находится рот, а за ним жаберные щели (*g*) и воротниковые поры (*c*). Центральная нервная система (*н.с.*) представляет собой толстую массу нервной ткани в дорсальном эпидермисе воротничка; она не погружена под кожу, как у балланоглосса. Мастерман подробно описал нервную и сосудистую системы, а также развитие почек. В дорсальной области воротничка пищеварительный канал имеет тонкий дивертикул, хорду,

которая переходит в основание хоботка; Мастерман полагает, что она выполняет функцию, аналогичную функции нервной железы (см. стр. 52) Оболочек.

Следующая часть пищеварительного канала, глотка,[47] имеет единственную пару простых жаберных щелей, открывающихся наружу сразу за воротниковыми порами. За коротким пищеводом (рис. 10, *oes*) следует широкий желудок (*st*), а за ним кишечник (*int*), который открывается задним проходом (*a*) у переднего конца тела.

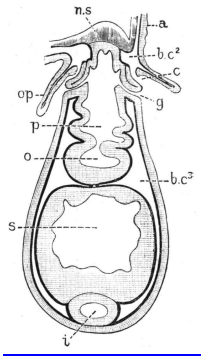


Рис. 11.—Продольный разрез *Cephalodiscus dodecalophus*, проходящий через две стороны тела; *a*, рука-щупальце; *b.c*², полость воротника; *b.c*³, полость туловища; *c*, воротниковая пора; *g*, жаберная щель; *i*, кишечник; *н.с.*, центральная нервная система; *o*, пищевод; *op*, крышечная оболочка; *p*, глотка; *s*, желудок.

Туловище содержит парные третьи полости тела (*до н.э.*³), перегородка между которыми и полостями воротничка находится немного позади линии начала крышечной кости. Два яичника (*ov*) расположены между глоткой и последней частью кишечника, каждый открывается наружу дорсально между центральной нервной системой и анусом. Каждый яйцевод (*ovd*) содержит темный пигмент, который виден через кожу спины при удалении отростков щупалец. Яйца, каждое из которых заключено в ножковидную оболочку, в большом количестве находятся в полостях студенистого домика. Ранние стадии развития проходят внутри труб; но в настоящее время имеется мало другой информации относительно эмбрионального развития птеробранхий. Образец, полученный "Сибогой" с Целебеса, представляет собой мужскую колонию с диморфными особями, репродуктивные органы которых ограничены двурукими зооидами с рудиментарным пищеварительным каналом.

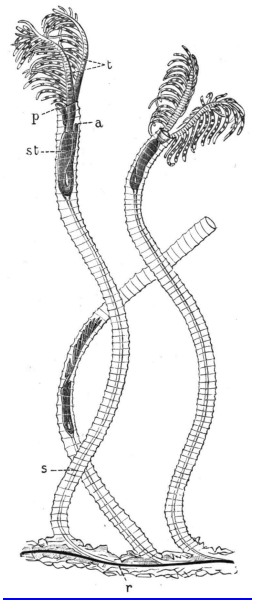


Рис. 12.— Небольшая часть колонии *Rhabdopleura normani*, Оллман, Лофотенские острова, × 16. *a*, задний проход; *p*, хоботок (= щечный диск); *r*, стержнеобразная ось прикрепленной части колонии, переходящая в *s*, стебли особей; *st*, желудок; *t*, две щупальцевые ветви воротника. (После атипичной пневмонии.)

Рабдоплевра отличается от *головоногого диска* гораздо меньшими размерами,[48] и, возможно, из-за своей миниатюрности он не обладает определенными органами, обнаруженными у последнего. Стебель представлен длинным мышечным тяжем, который является всего лишь узкой частью тела. Базально стебель каждой особи переходит в общую ось, которая по большей части прикреплена к веществу, на котором растет колония, и в некоторой степени разветвлена. Мышечный стержень может сворачиваться в спираль, тем самым втягивая животное в его трубку. Черешки и более молодые части соединяющей их оси мягкие, но более старые части выделяют темно-коричневую кутикулу, образующую узкую трубку, которая внедряется в прилегающую стенку внешней трубки. Тонкая темная ось, к которой относится название *Rhabdopleura*, является признаком, по которому животное легче всего распознать без увеличения.

Наружная прозрачная трубка образована хоботком, или щечным щитком, выделение которого, по-видимому, прерывистое, так что трубка состоит из ряда колец, наложенных друг на друга. Животное ползет вверх по внутренней части своей трубки с помощью хоботка, в то время как втягивается с помощью мышц стебля.

Ось роста заканчивается рядом молодых почек, щечные щитки которых рано достигают относительно крупных размеров. Конечная почка дает начало трубчатым кольцам, так что ось окружена цилиндрической внешней трубкой, которая прерывается поперечными перегородками, таким образом, каждая почка, за исключением концевой, находится в закрытой камере. Стенка каждой камеры становится перфорированной, и затем щечный щиток увеличивает эту перфорацию путем добавления трубчатых колец, формирование которых продолжается до тех пор, пока трубка не достигнет значительной длины. Почка остается связанной с осью посредством своей узкой проксимальной области, которая образует ее ножку. Прикрепленная часть взрослой колонии, таким образом, состоит из ряда

коротких трубочек, пересекаемых общей осью колонии. Каждая трубка вводится сбоку в вертикальную трубку отдельного человека.

Общая анатомия очень напоминает анатомию *головоногого диска*.[49] Имеется пять полостей тела и хорда. Поры-воротнички существуют, но поры-хоботки и жаберные щели не описаны. В спинной части воротника имеется только одна пара рук.

Отряд III. Форониды.

Структура и развитие *Phoronis* (рис. 13) уже были описаны в томе II.[50] этой серии; и там упоминаются исследования Мастермана, опубликованные тогда только в предварительной форме. С тех пор этот автор опубликовал более полные отчеты[51] о своих результатах, которые, если они будут подтверждены, будут указывать на близкое родство между *цефалодиском* и *форонисом*.

Форонис - маленькое трубкообразное животное со стадными привычками, которое обычно считается родственником гефиреи. Его тело заканчивается шлейфом реснитчатых щупалец, которые могут высовываться из трубки, а задний проход находится на спинной стороне, недалеко от рта. В обоих этих отношениях он совпадает с *цефалодиском*, но Мастерман утверждает, что более поразительное сходство существует между последним и *Actinotrocha*, личиночной стадией *Phoronis*. Передний реснитчатый капюшон (рис. 14) Actinotrocha рассматривается как хоботок и содержит срединную полость, пронизанную, как и у баланоглосса, мышечными волокнами. Воротник - это область между суженной шеей и косой линией, параллельной ряду щупалец и непосредственно за ними, которые, таким образом, принадлежат воротнику. Это подразделение имеет воротниковую полость, которая, как говорят, отличается от предротовой полости и отделена перегородкой от задней полости тела. Его дорсальный эпидермис содержит центральную нервную систему (*н.с.*), которая связана с системой нервов, напоминающих нервы баланоглосса. Срединный дивертикул пищеварительного канала этой части тела можно сравнить с хордой этого животного, но в нем нет жаберных щелей.

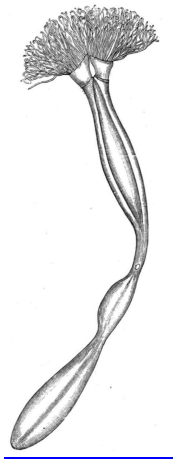


Рис. 13.—*Форонис буский*, М'Интош, Филиппинские острова, x около 2. (После М'Интоша, из Шипли.)

Остальная часть тела Actinotrocha соответствует туловищу Balanoglossus. Полость его тела отличается от полости воротника и разделена вентральной брыжейкой, хотя и не дорсальной. Примечательным фактом является то, что и Actinotrocha, и Tornaria плавают с помощью кольца из сильных ресничек или мембранелл[52], которое окружает задний проход.

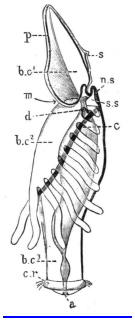


Рис. 14.—*Актинотроха*-личинка *фороииса*. *a*, задний проход; *б.с.*¹, *б.с.*², *б.с.*³, первая, вторая и третья полости тела; *c*, круговой нерв, проходящий по задней границе воротничка, сразу за кольцом щупалец; *c.r*, реснитчатое кольцо; *d*, дивертикул (парный) пищеварительного канала; *m*, рот; *н.s*, центральная нервная система; *p*, нерв, проходящий по вентральной границе хоботка; *s*, орган чувств; *s.s.*, субневральный синус, сосудистое пространство, задняя стенка которого образована передней границей *b.c*², его передняя стенка образована задней стенкой *b.c*¹; в этой области виден срединный вырост пищеварительного канала, который можно сравнить с хордой *Cephalodiscus*, или из молодых торнарий (ср. Morgan, *J. Morphol*. v. 1891, таблица xxvi. Рис. 40.) (В честь Мастермана.)

Важные воспоминания о строении Actinotrocha были недавно опубликованы Икедой,[53] де Селисом Лонгчемпсом,[54] Гудричем,[55] и Шульцем,[56], которые критикуют многие из заявлений Мастермана. Хотя со всех сторон признается, что косая перегородка, следующая за линией оснований щупалец, полностью разделяет полость тела, отчет Мастермана о передних полостях не подтверждается, пространства, обозначенные *b.c*¹ и *b.c*² на рис. 14, как утверждается, действительно непрерывны друг с другом, в то время как "субнейральный синус" (*s.s*) рассматривается как часть этого пространства. Однако из рассказа Икеды, за которым следует Гудрич, следует, что у старой актинотрохи есть два отдельных промежутка перед перегородкой. Первый из них соответствует *b.c*¹ + большая часть *b.c*² на рис. 14 и продолжается полостями личиночных щупалец. В него выступают слепые концы выделительных органов личинок, которые, согласно Гудричу, несут многочисленные "соленоциты", подобные тем, которые описаны тем же автором у Amphioxus и у многощетинковых червей (рис. 79, с. 127). Вторая полость представляет собой относительно небольшой полумесяц (не показан на рис. 14), расположенный на передней поверхности перегородки, кончики полумесяца почти соприкасаются дорсально, образуя почти полное кольцо, следующее за основаниями щупалец, в каждое из которых оно дает слепой отросток. При метаморфозе серповидное пространство становится предсептальной полостью тела и полостями щупалец взрослой особи, круглый кровеносный сосуд которой образуется из остатков большого предсептального пространства личинки. Шульц, привлекая внимание к тому факту, что и *форонис*, и его личинка обладают поразительной способностью восстанавливать утраченные части, подтверждает вывод о принадлежности этого животного к семейству полухордовых. Однако он приводит основания полагать, что

наиболее удовлетворительные доказательства этого сродства можно обнаружить у взрослого *форониса*, а не у личинки актинотрохи.

Метаморфоза[57] Actinotrocha очень примечательна и сопровождается выворачиванием вентрального разрастания стенки тела. Петля пищеварительного канала переходит в этот выворот, который становится основной частью тела взрослой особи; и таким образом задний проход находится относительно ближе ко рту, чем у личинки. Возникновение этого процесса может помочь объяснить положение заднего прохода в птеробранхии.

Сходство полухордовых.— Не может быть никаких сомнений в том, что некоторые сходства в строении и развитии между баланоглоссом и некоторыми позвоночными чрезвычайно поразительны. Точка зрения о том, что баланоглосс связан с предками позвоночных[58], по-видимому, исключает другие точки зрения[59], которые были предложены в отношении того же вопроса. Теория баланоглосса не объясняет сходства между сегментацией и выделительной системой позвоночных и четвероногих; но, напротив, существуют важные признаки, которые позвоночные разделяют с баланоглоссом, но ни с какими другими "Беспозвоночными". Из них наиболее важными, по-видимому, являются сходство между жаберными щелями и перекладинами Balanoglossus и Amphioxus; положение, структура и способ развития центральной нервной системы; и наличие структуры у полухордовых, которую можно рассматривать как хорду. Есть и другие моменты, в которых баланоглосс особенно похож на амфиокса, такие как раннее развитие, способ формирования полостей тела,[60] и наличие многочисленных генеративных органов.

Все это, вместе взятое, делает необходимым тщательно рассмотреть утверждения баланоглосса о родстве с предками позвоночных, делая какие-либо предположения по этой интересной проблеме.

Каким бы невероятным это ни казалось на первый взгляд, можно придерживаться точки зрения, что баланоглосс связан одновременно с позвоночными, морскими звездами и другими иглокожими. Сходство между молодой торнарией и молодой бипиннарией-личинкой Морской звезды настолько велико, что ввело в заблуждение даже Йоханнеса Мюллера. Более очевидными сходствами являются почти идентичный ход продольной реснитчатой полосы на молодых стадиях и наличие дорсальной поры. Личинка иглокожего, однако, не снабжена глазными пятнами, как и задней, или поперечной, реснитчатой лентой торнарии.

Недавние исследования развития иглокожих[61] сделали вероятным, что пять полостей тела баланоглосса представлены у личинок этих животных; и это существенно усиливает вероятность мнения о том, что соответствующие взрослые особи также являются союзниками.[62] Можно добавить, что родство, которое, по-видимому, указано, находится между баланоглоссом и двусторонними предками, от которых, вероятно, произошли радиально-симметричные иглокожие.

Сравнивая Enteropneusta с Pterobranchia, непропорциональный размер туловища баланоглосса, возможно, можно объяснить предположением, что область третьих полостей тела была увеличена с тех пор, как баланоглосс отделился от предковой ветви.[63] Приближение ануса ко рту у птеробранхий, возможно, является результатом их

трубкообразных привычек.[64] По расположению центральной нервной системы в коже воротника, *цефалодиск* кажется более примитивным, чем баланоглосс, как указывал Морган.[65] Не исключено, что наличие одной пары жаберных щелей у *Cephalodiscus* указывает на то, что это животное отделилось от предков Balanoglossus до того, как жаберные щели были метамерно повторены.

АСЦИДИИ И АМФИОКСЫ

Автор:

В. А. ХЕРДМАН, D.Sc . (Эдинб.), Ф.Р.С.

Профессор естественной истории Ливерпульского университета

ГЛАВА II

ТУНИЧНЫЕ (АСЦИДИИ И ИХ СОЮЗНИКИ)

ВВЕДЕНИЕ—КРАТКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ—СТРОЕНИЕ ТИПИЧНОЙ АСЦИДИИ—ЭМБРИОЛОГИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ-ИСТОРИЯ

The Туничата - морские животные, обитающие практически во всех частях моря и на любых глубинах. Они простираются от арктических и Антарктических регионов до тропических вод и от прибрежной зоны до глубин более трех миль. Они в изобилии водятся в британских морях. Они сильно различаются по форме и цвету, а также варьируются по размеру от почти незаметных сотых долей дюйма до больших масс диаметром в фут и более. И все же большинство туникат имеют характерный внешний вид, по которому их можно легко отличить от других животных. Они образуют четко определенную группу с определенными анатомическими признаками, и нет известных форм, промежуточных между ними и другими группами. Туничные ранее считались составляющими, наряду с Polyzoa и Brachiopoda, класс беспозвоночных "Molluscoidea." В настоящее время известно, что они являются выродившейся ветвью низших хордовыхи более близки к позвоночным, чем к какой-либо другой группе беспозвоночных.

Оболочники встречаются неподвижными или свободными, одиночными, агрегированными или колониями (см. рис. 27, стр. 64). Неподвижные формы, встречающиеся на морском дне, обычно называются "асцидиями", те, которые являются одиночными или просто агрегированными, называются "Простыми асцидиями" или Monascidiae, а те, которые органически объединены в колонию, называются "Составными асцидиями" или Synascidiae. Колонии образовались путем почкования, процесса, который является очень

распространенным в этой группе, и члены колонии удобно известны как "Асцидиозоиды". У некоторых наблюдается смена поколений, и все они проходят через значительные изменения в истории своей жизни, почти все они претерпевают регрессивные метаморфозы.

Очерк истории.

Более двух тысяч лет назад Аристотель дал краткое описание простой асцидии по имени *Tethyum*. Он описал внешний вид и некоторые наиболее важные моменты в анатомии животного. С этого времени был достигнут сравнительно небольшой прогресс, пока Шлоссер и Эллис в статье о *ботриллусе*, опубликованной в "*Философских трудах* Королевского общества" за 1756 год, впервые не обратили внимание на Сложных асцидий. Однако только в начале девятнадцатого века, в результате тщательных анатомических исследований Кювье[66] простых асцидий и Савиньи[67] сложных асцидий, была окончательно продемонстрирована связь между этими двумя группами туничных. До 1816 года, даты публикации великой работы Савиньи, немногие известные ранее Сложные асцидии обычно рассматривались как Alcyonaria или Губки; и хотя О. Ф. Мюллером[68] было описано много новых Простых асцидий и другими, их внутреннее строение не исследовалось. Ламарк[69] в 1816 году, главным образом в результате анатомических открытий Савиньи и Кювье, учредил класс TUNICATA, который он поместил между лучистыми и червеобразными в своей системе классификации. В то время в состав Tunicata, помимо простых и сложных асцидий, входили пелагические формы *Pyrosoma*, о которых впервые узнал Перон в 1804 году, и *Salpa*, описанные Форсколом в 1775 году.

Шамиссо в 1819 году сделал важное открытие, что *Сальпа* в своей жизненной истории проходит через серию изменений, которые впоследствии были более полно описаны Стинструпом в 1842 году как "смена поколений"; а несколько лет спустя исследования Куля и Ван Хассельта на том же животном привели к открытию чередования направлений, в которых волна сокращения проходит вдоль сердца и по которым кровь циркулирует по телу. С тех пор было обнаружено, что это наблюдение справедливо для всех групп туникат. В 1826 году Х. Милн-Эдвардс[70] и Одуэн провели серию наблюдений за живыми составными асцидиями, и среди других открытий они обнаружили свободно плавающую хвостатую личинку и проследили ее развитие до молодой асцидии.

В 1845 году Карл Шмидт[71] впервые объявил о присутствии в тесте некоторых асцидий "туницина", вещества, очень похожего на целлюлозу; а в следующем году Левиг и Келликер[72] подтвердили открытие и сделали некоторые дополнительные наблюдения над этим веществом и над структурой теста в целом. Хаксли,[73] в важной серии статей, опубликованных в *Трудах* Лондонского королевского и Линнеевского обществ начиная с 1851 года, обсуждал структуру, эмбриологию и сходство пелагических оболочек, *Pyrosoma*, *Salpa*, *Doliolum* и *Appendicularia*. Эти важные формы также были исследованы примерно в то же время Гегенбауром, Фогтом, Х. Мюллером, Кроном и Лейкартом.

Самой важной эпохой в истории туникаты является дата публикации знаменитых мемуаров Ковалевского[74] о развитии простой асцидии. Хвостатая личинка была ранее обнаружена и исследована несколькими натуралистами, в частности Х. Милн-Эдвардсом,[75] П. Дж. ван Бенеденом и Кроном; но ее мельчайшее строение не было изучено в достаточной степени, и значение того, что было о ней известно, не было понято. Она была зарезервирована для Ковалевского в 1866 году, чтобы продемонстрировать поразительное сходство в строении и развитии между личинкой асцидии и эмбрионом позвоночного. Он показал, что отношения между нервной системой, хордой и пищеварительным трактом практически одинаковы у этих двух форм и были вызваны очень сходным ходом эмбрионального развития. Это

открытие ясно указывало на то, что туникаты тесно связаны с Amphioxus и позвоночными, и что хвостатая личинка представляет собой примитивную или предковую форму, из которой путем дегенерации произошла взрослая асцидия. Это, естественно, привело к общепринятой в настоящее время точке зрения, что группа представляет собой выродившуюся боковую ветвь от нижнего конца типа ХОРДОВЫХ, в который входят туничные (или урохордовые), баланоглоссы и их союзники (полухордовые), амфиоксы (головохордовые) и позвоночные (или краниаты). Великое открытие Ковалевского с тех пор было подтверждено и распространено на все другие группы туничных Купфером,[76] Джардом и другими.

В 1872 году Fol[77] значительно расширил знания о аппендикуляриях и лямблиях[78] к знаниям о Сложных асцидиях. Последний автор описал ряд новых форм и переработал классификацию группы. Наиболее важными дополнениями, которые были внесены в состав асцидий со времени работы Джард, были виды, описанные фон Драше[79] из Адриатики, и те, которые были обнаружены экспедицией "Челленджер".[80] Структура и систематическое расположение простых асцидий обсуждались в последние годы в основном Алдером[81] и Хэнкоком, Хеллером,[82] Лаказ-Дютье,[83] Траустедтом,[84] Рулом, Хартмейером, Слютером[85] и Хердманом.[86] В 1874 году Уссофф исследовал мельчайшую структуру нервной системы и подлежащей железы, которая была впервые обнаружена Хэнкоком, и показал, что железа имеет проток, который сообщается с передней частью жаберного мешка или глотки через отверстие в дорсальном (или "обонятельном") бугорке. В важной работе, опубликованной в 1880 году, Джулин[87] обратил внимание на сходство в структуре и взаимоотношениях между этой железой и "hypophysis cerebri" головного мозга позвоночных и настаивал на их гомологии. Меткалф недавно пополнил наши знания по этому и связанным с ним вопросам.

Thaliacea, или pelagic Tunicata, в последние годы стали предметом нескольких очень важных мемуаров. Исследования Тодаро, Брукса,[88] Саленского,[89] Зелигера,[90] Коротнева,[91] и других прояснили эмбриологию, геммацию и историю жизни Salpidae; а Гроббен, Барруа,[92] и особенно Ульянин,[93] детально проработали структуру и детали сложной истории жизни Doliolidae. Наконец, мы обязаны трудам Мечникова, Ковалевского, Джард, Хьорта, Зелигера, Риттера, Ван Бенедена и Джулина предоставлением очень подробной информации о развитии и жизненной истории, процессе геммирования и образовании колоний, которая значительно расширила наши знания о положении и родстве туничных и об их естественной классификации.

Строение типичной асцидии.

Если типичную "простую асцидию", такую как обыкновенная британская *Ascidia mentula* (рис. 15) или *Ascidia virginea*, исследовать живой и размноженной в морской воде, то можно увидеть, что на верхней поверхности у нее имеются два коротких выступа, каждый из которых заканчивается широким трубчатым отверстием, через которое животное при прикосновении может со значительной силой выпускать струи воды — отсюда популярное название "морские брызги". Остальная часть тела покрыта тускло-серым жестким кутикулярным наружным "тестом" или "оболочкой" (отсюда TUNICATA), с помощью которого животное прикрепляется к камню или другому инородному телу. Одно из трубчатых отверстий, устье или "жаберное отверстие", является терминальным и указывает на морфологический передний конец; оно окружено восемью долями. Другое отверстие, клоака или "предсердное отверстие", находится на спинном крае, от трети до половины

длины тела, и ограничено только шестью долями; следовательно, два отверстия, а следовательно, и концы тела, можно различить внешне по количеству долей — важный вопрос. Местом прикрепления обычно является задняя часть левой стороны; на рис. 15 животное видно с правой стороны.

Если немного порошка кармина или каких-либо других нерастворимых частиц разбросать в воде, в которой обитает асцидия, то будет видно, что частицы сходятся к жаберному отверстию и всасываются вдыхаемым током, поступающим в организм. Через короткий промежуток времени определенная доля частиц будет выброшена из отверстия предсердия вместе с током выдоха.

Эти частицы прошли через глоточную часть пищеварительного канала и клоакальные ходы вместе с водой, используемой при дыхании, но значительное количество таких частиц, попавших вместе с водой, больше не появляется, поскольку они задерживаются питательными органами и проходят по остальной части пищеварительного канала вместе с пищей. Ток воды, входящий в жаберное отверстие и выходящий через предсердное отверстие, имеет первостепенное значение в жизни асцидии. Помимо использования в дыхательных целях, он переносит всю пищу в организм и удаляет отходы жизнедеятельности как кишечника, так и почек, а также выводит продукты размножения из организма.

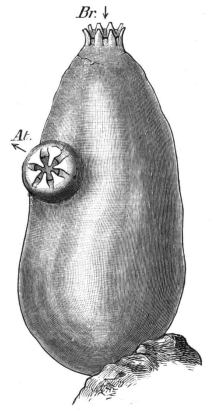


Рис. 15.—*Ascidia mentula* Linn. с правой стороны (натуральный размер), озеро Лох-Файн, Северная Каролина; *Br*, жаберное отверстие; *At*, предсердное отверстие. Стрелки показывают направление водных течений.

Испытание.—Тест примечателен среди структур животного происхождения тем, что содержит "туницин", вещество, которое, по-видимому, идентично по составу и поведению при обработке различными реагентами целлюлозе. Она хрящевая по внешнему виду и консистенции, а также в некоторой степени по структуре, поскольку состоит из прозрачного (или в некоторых случаях фибриллированного) матрикса, в который встроено множество тельцов или клеток. Именно матрица содержит целлюлозу, которая может составлять более шестидесяти процентов по весу всего теста. Поскольку тест морфологически представляет собой кутикулу, представляющую собой секрет на внешней поверхности эктодермы (рис. 16, *ec*), содержащиеся в нем клетки иммигрировали в нее из организма, и недавно было показано, что многие из них представляют собой мезодермальные клетки (лейкоциты или блуждающие клетки соединительной ткани, амебоциты и в некоторых случаях

эмбриональные "калиммоциты", или яйцеклеточно-фолликулярные клетки, см. Ниже, стр. 56), которые прошли через эктодерму. Этот процесс начинается в личиночном состоянии с миграции клеток мезенхимы из бластоцеле через эпибласт. Клетки эктодермы и, возможно, также некоторые примитивные клетки энтодермы также принимают участие в формировании теста. Многие из этих клеток в тесте остаются маленькими и простыми, в виде веретенообразных и звездчатых тестовых клеток; некоторые становятся пигментными клетками, в то время как другие увеличиваются и вакуолизируются, образуя крупные (до 0,15 мм. по диаметру) везикулярные или "пузырные" клетки — это особенно характерно для наружного слоя теста у *Ascidia mentula* (см. рис. 17, *bl*), где имеется бесчисленное количество прозрачных пузырьков, каждый из которых окружен тонкой пленкой протоплазмы и имеет ядро, все еще видимое в одной точке поверхности. В некоторых оболочковых тест-клетках образуются известковые спикулы различной формы (см. ниже, стр. 86).

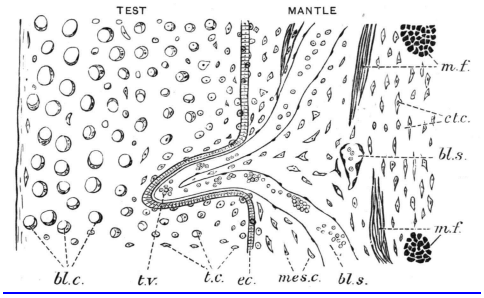


Рис. 16.—Схематический разрез теста и мантии *асцидий*, показывающий отношения эктодермы к стенке тела и кутикуле. *bl.c*, клетки мочевого пузыря; *bl.s*, кровеносный синус; *c.t.c.*, клетки соединительной ткани; *ec*, эктодерма; *mes.c*, блуждающие клетки мезобластов; *m.f*, мышечные волокна; *m. c*, тест-ячейки; *t.v*, "сосуд" для теста".

Тест также становится организованным благодаря врастанию в него так называемых "сосудов". Это выросты стенки тела, покрытые эктодермой и содержащие продолжения кровеносных каналов из соединительной ткани "мантии" (стенки тела). На рис. 16, *t.v* показан такой вырост и показаны общие соотношения теста (кутикулы), эктодермы и мезодермы. Это также объясняет, почему кровеносный канал выталкивается в виде петли, что приводит к появлению двойных или парных "сосудов", которые, как видно при проведении теста, разветвляются (см. Рис. 17, *v*). Два сосуда из пары представляют собой один кровеносный канал, несовершенно разделенный соединительнотканной перегородкой. Кровь вытекает вдоль одной стороны, огибает сообщение в виде "терминальной ручки" на конце и возвращается вниз по другой стороне. "Концевые бугорки" очень многочисленны и образуют заметную черту во внешнем слое теста (рис. 17, *т.к.*); в некоторых случаях (*Culeolus murrayi*) они, вероятно, образуют вспомогательный орган дыхания, в то время как у других (Botryllidae) они пульсируют и помогают поддерживать кровообращение.

Эктодерма представляет собой простой эпителиальный слой (рис. 16, *ec*). Он загибается на короткое расстояние в жаберное отверстие (рот) и предсердное отверстие (клоака) в виде короткого устья и проктодея соответственно, выстланных в каждом случае тонким удлинением теста.

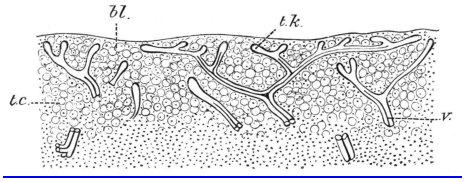


Рис. 17.— Срез через поверхностный слой теста *Ascidia mentula*, × 50. *bl*, клетки мочевого пузыря; *t.c*, тестовая клетка; *t.k*, концевые бугорки сосудов; *v*, сосуды теста.

На рис. 24, А, стр. 52 показаны соотношения эктодермы, мезодермы и энтодермы на разрезе переднедорсальной части тела. Отмеченная полость *p.br* представляет собой часть полости предсердия, выстланную эктодермой, и ее не следует путать с целомом. Отсутствие настоящего целома в мезодерме будет заметно на этом и других рисунках, и все же оболочковые являются целомами, хотя очень сомнительно, был ли когда-либо обнаружен

энтероцел, который был описан при развитии некоторых из них. Целома в любом случае в значительной степени подавляется позже и представлена только у взрослого человека перикардом и небольшими полостями в почках, репродуктивных органах и протоках.

Корпус -Стенки и полости тела.—Название "мантия" дано эктодерме с париетальной мезодермой, которые образуют стенку тела внутри теста. Он в значительной степени образован соединительной тканью — как однородной, так и волокнистой — с клетками, кровеносными синусами и множеством больших и малых мышечных пучков, идущих по кругу, в продольном и наклонном направлениях и переплетающихся во всех направлениях (рис. 18, *м*). Все мышцы состоят из очень длинных веретенообразных волокон без полос. Мантия у некоторых асцидий часто ярко пигментирована — красная, желтая и непрозрачно-белая, причем окрашенные клетки точно такие же, как в крови.

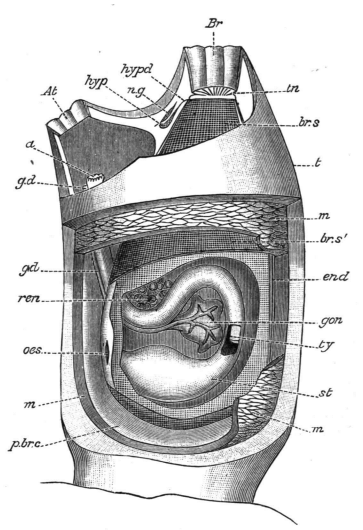


Рис. 18.— Рассечение *асцидий* с правой стороны, чтобы показать анатомию. *a*, задний проход; *At*, отверстие предсердия; *Br*, жаберное отверстие; *br.s*, *br.s'*, жаберный мешок; *конец*, эндостиль; *g.d*, половые протоки; *гон*, яичник; *hyp*, нервная железа; *hyp.d*, проток, ведущий к спинному бугорку; *m*, мантия; *н.g*, ганглий; *oes*, пищевод; *p.br.c*, перибранхиальная полость; *ren*, почечные пузырьки; *st*, желудок; *t*, тест; *tn*, щупальца; *ty*, тифлозол.

Мантия образует два хорошо заметных сифона или коротких широких трубки, которые ведут от жаберного и предсердного отверстий. Они окружены сильными мышцами сфинктера,[94] и выстланы инвагинированной эктодермой и тестом. Один ведет в жаберный мешок или измененную глотку, а другой - в предсердную или перибранхиальную полость (см. рис. 18 и рис. 19, *p.br*).

На рис. 18 и 19 показаны отношения жаберной и перибранхиальной полостей друг к другу. Перибранхиальная полость открывается наружу дорсально через предсердное отверстие, образует клоаку вдоль дорсального края тела и имеет расширения по бокам с каждой стороны жаберного мешка, с внутренней частью которого она сообщается вторичными жаберными щелями или "стигматами" (рис. 19, *sg*). Вдоль вентрального края мантия соединяется со стенкой жаберного мешка, и только это соединение (рис. 19, *конец*) предотвращает полное окружение жаберного мешка перибранхиальной впадиной.

На данном этапе может быть полезен следующий список полостей, присутствующих в теле взрослой *асцидии*:—

1. Пищеварительный канал, включая жаберный мешок. Она происходит из архентерона эмбриона, на всем протяжении выстлана энтодермой, а систему полостей кишечной железы следует рассматривать просто как вырост из пищеварительного канала.

2. Перибранхиальная (предсердная) полость, образованная двумя боковыми эктодермальными инвагинациями, которые соединяются дорсально, образуя клоаку, и открываются наружу через отверстие предсердия.

3. Сохраняется исходная эмбриональная сегментационная полость (бластоцеле), которая не стерта развитием мезодермальной соединительной ткани в виде нерегулярной системы кровеносных сосудов с ее выростами в тесте и жаберном мешочке. Сердце, имеющее дифференцированные мышечные стенки, вторично соединяется на своих концах с этими кровеносными сосудами.

4. Перикард и эпикард (см. стр. 83) возникают как выросты из архентерона. Следовательно, их можно рассматривать как энтероцелиальные пространства. Перикард полностью закрывается и отделяется от пищеварительного канала. Эпикард может образовывать парные трубки большой длины и может оставаться постоянно соединенным с жаберным мешком.

5. Полости почечных пузырьков, гонад и протоков представляют собой пространства, образованные в мезобласте. Они были истолкованы по—разному:-

(*a*) Той же природы, что и кровеносные сосуды (бластоцелиальные), или

(*b*) образуется в результате расщепления мезобласта (целомического).

6. Полость нервной железы и ее протока, открывающегося в дорсальном бугорке, происходят от примитивной дорсальной нервной трубки эмбриона и поэтому могут рассматриваться как часть просвета спинномозговой нервной системы.

Щупальца и т.д..—Жаберное отверстие ведет через жаберный сифон в жаберный мешок. У основания сифона, примерно на линии соединения эктодермы устья с энтодермой брыжейки, расположен круг из простых волосоподобных щупалец (рис. 18, *tn*), которые отходят под прямым углом к стенке и более или менее полностью сходятся в центре, образуя тонкую сенсорную сетку или сито, через которое должна проходить вся вода, поступающая в организм. Эти щупальца не только действуют механически, но и чувствительны, хотя на них всего лишь разрозненные сенсорные клетки и нет никаких специально дифференцированных органов чувств. Позади щупалец находится плоская, или сосочковидная, предбренхиальная зона (рис. 21, *cmp.z*), ограниченная сзади парой параллельных и близко расположенных реснитчатых гребней с бороздкой между ними — перифарингеальными полосами, — которые окружают передний конец жаберного мешка.

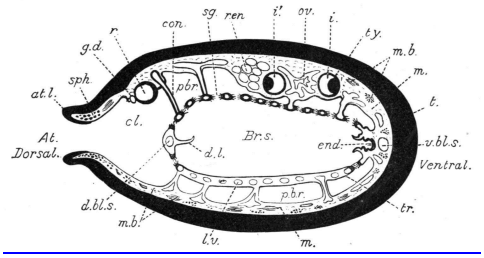


Рис. 19.— Полудиаграмматический поперечный разрез *асцидий*, проходящих через отверстие предсердия, при взгляде с передней поверхности, самая верхняя левая сторона. *At*, отверстие предсердия; *at.l*, доля предсердия; *Br.s*, жаберный мешок; *cl*, клоака; *con*, соединительная; *d.b.s*, дорсальный кровеносный синус; *d.l*, дорсальная пластинка; *конец*, эндостиль; *g.d.*, половые протоки; *i, i'*, кишечник; *l.v*, интерстигматический сосуд; *m*, мантия; *m.b*, мышечные пучки; *ov*, яичник; *p.br*, перибранхиальная полость; *r*, прямая кишка; *ren*, почечные пузырьки; *sg*, стигматы; *sph*, сфинктер предсердий; *t*, тест; *tr*, поперечный сосуд; *ty*, тифлозол; *v.bl.s*, вентральный кровеносный синус.

Жаберный мешок очень большой — самый крупный орган тела - и простирается почти до заднего конца тела, в то время как остальная часть пищеварительного канала находится с левой стороны. Частицы пищи, состоящие из микроскопических растений и животных, заносятся через жаберное отверстие потоком воды, но большая их часть не выходит через жаберные щели в предсердие, поскольку запутывается в вязкой слизи, которая под действием ресничек проходит по бороздке между перифарингеальными полосами.

Эндостиль.Только что упомянутая слизь вырабатывается в длинной железе в форме канала, называемой эндостилем или гипобранхиальной бороздкой, которая проходит вдоль всего вентрального края жаберного мешка (рис. 18, *конец*). Бока, и особенно дно эндостиля, обильно покрыты ресничками, в то время как по всей его длине проходят четыре (или шесть) ярко выраженных железистых протока своеобразной формы, по два (или три) с каждой стороны (рис. 20, *gl*), разделенные участками плотно упакованных веретенообразных клеток с короткими ресничками, среди которых встречаются некоторые биполярные сенсорные клетки.

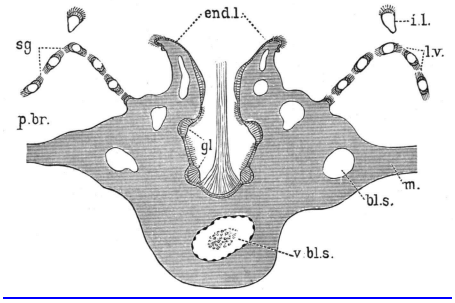


Рис. 20.— Поперечный разрез эндостиля *Ascidia mentula*, ×350. *бл.с*, Кровеносный синус; *конец.l*, губы эндостиля; *gl*, железистые пути; *i.l*, внутренний продольный стержень; *l.v*, интерстигматические сосуды; *m*, мантия; *p.br*, перибранхиальная полость; *sg*, стигматы; *v.bl.s*, вентральный кровеносный синус.

Этот орган соответствует гипофарингеальной бороздке Amphioxus и средней части щитовидной железы позвоночных. Интересно отметить, что (по крайней мере) четыре продольных тракта железистых клеток отличаются поразительным постоянством, обнаруживаясь не только во всех группах оболочников, включая даже пелагических хвостатых аппендикуляриев, но также у Amphioxus и в молодой щитовидной железе Ammocoete. Когда у асцидий добавляется третий маргинальный железистый тракт, он отличается по внешнему виду от двух характерных трактов. Слизь продвигается вперед под действием крупных донных ресничек эндостиля (рис. 20) к углублению между перифарингеальными полосами, и после окружения переднего конца жаберного мешка и сбора частиц пищи она проходит назад по дорсальному краю жаберного мешка к пищеводу, направляемая перепончатой складкой, дорсальной пластинкой (рис. 21, *д.л.*), которая более или менее ребристая или гофрированная и может быть вооружена с краевыми метками или даже замененными более крупными отростками ("язычками") у некоторых видов асцидий. У живого животного пластинка имеет свой свободный край, изогнутый в правую сторону таким образом, что образует довольно совершенную трубку, по которой проходит череда пищи.

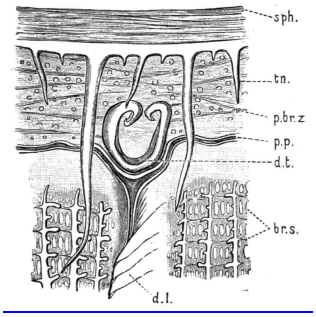


Рис. 21.— Переднедорсальная часть глотки у *Ascidia mentula*, × 15. *отростки*, часть жаберного мешка; *d.l*, дорсальная пластинка; *d.t*, дорсальный бугорок; *p.br.z*, предбрюшинная зона; *p.p*, перифарингеальные полосы; *sph*, сфинктер жаберного отверстия; *tn*, щупальце.

Жаберный мешок.— Таким образом, у нас есть дорсальная пластинка (или язычки) вдоль дорсального края, эндостиль вдоль вентрального края и перифарингеальные полосы вокруг переднего конца. Стенка самого жаберного мешка пронизана большим количеством каналов, по которым течет кровь. Некоторые из них движутся в одном направлении, а некоторые - в другом, образуя сложные сети, которые сильно различаются по своему расположению у разных асцидий. Между этими кровеносными каналами имеются щели ("стигматы"), вторичные или раздельные жаберные щели, посредством которых ток воды проходит из жаберного мешка в большую наружную перибранхиальную или предсердную полость. Все стигматы (которых может быть несколько сотен тысяч) в стенке жаберного мешка ограничены кубическими или столбчатыми эпителиальными клетками, которые являются реснитчатыми. Эти реснички, пока животное живо, находятся в постоянном движении, чтобы продвигать воду вперед, и именно это постоянное действие ресничек в стенках жаберного мешка вызывает важнейший ток воды, протекающий по телу. В дополнение к стигматам обычно имеются одна или две гораздо более крупные удлиненные щели (глоточно-клоакальные щели Гарстанга), расположенные близко к спинной пластинке и ведущие непосредственно в клоаку.

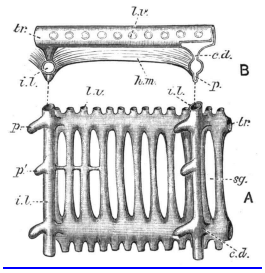


Рис. 22.— Сетка жаберного мешка *асцидий*, вид **A**, изнутри; **B**, в горизонтальном разрезе. *c.d*, соединительный проток; *h.m*, горизонтальная мембрана; *i.l*, внутренние продольные стержни; *l.v*, межстигматические сосуды; *p*, *p'*, сосочки; *sg*, стигматы; *tr*, поперечные сосуды.

На рис. 22 показан небольшой участок стенки жаберного мешка, на котором видно, что стержни, содержащие кровеносные каналы, расположены тремя правильными рядами: (1) "поперечные сосуды", которые проходят горизонтально вокруг стенки и открываются на своих дорсальном и вентральном концах в большие срединные продольные трубки, дорсальный кровеносный синус (или "дорсальная аорта") позади дорсальной пластинки и вентральный кровеносный синус (или "жаберная аорта") под эндостилем; (2) дорсальный кровеносный синус (или "жаберная аорта") под эндостилем. тонкие продольные или "интерстигматические сосуды", которые проходят вертикально между соседними поперечными сосудами и открываются в них, и которые, следовательно, связывают стигматы; и (3) "внутренние продольные стержни", которые проходят вертикально, в плоскости, внутренней по отношению к плоскости поперечных и тонких продольных сосудов. Эти стержни (рис. 22, *i.l*) сообщаются с поперечными сосудами короткими боковыми ответвлениями там, где они пересекаются, и в этих точках продолжаются в полость мешка в виде полых сосочков. У некоторых асцидий (например, у *кореллы* и большинства молгулид) межстигматические сосуды изогнуты так, что стигматы образуют более или менее законченные спирали (см. фиг. 35 и 41). У некоторых видов *асцидий* и других асцидий межстигматические сосуды вставлены в поперечный сосуд волнообразно вместо прямой линии, показанной на рис. 22, B, *l.v*, в результате чего стигматическая часть стенки жаберного мешка, по-видимому, свернута или образовала микроскопические гребни и впадины. Это известно как "минутная пликация". В некоторых случаях, опять же (Cynthiidae), вся стенка мешка через определенные промежутки времени вдавливается внутрь, образуя большие складки, видимые глазу (см. рис. 36, А и Б). Пересечения внутренних продольных стержней с поперечными сосудами делят внутреннюю поверхность стенки жаберного мешка на прямоугольные участки, называемые "сетками". Одна такая сетка, содержащая восемь стигматов в ряд, видна на рис. 22, А. Внутренние продольные стержни несут сосочки по углам сеток, а иногда и в промежуточных положениях. К поперечным сосудам между сосочками часто прикрепляются горизонтальные перепонки (рис. 22, Б, *h.m*). Существует множество "соединителей", идущих от внешней стенки жаберного мешка к мантии снаружи и позволяющих крови в поперечных сосудах сообщаться с кровью в пазухах мантии (см. рис. 19, *кон*).

Сердце и кровообращение.—Одной из примечательных особенностей туникаты является то, что направление циркуляции не является постоянным, а периодически меняется на противоположное.

Кровь асцидий в основном прозрачная, но обычно содержит определенные пигментированные тельца в дополнение ко многим обычным лейкоцитам или бесцветным амебоидным клеткам. Пигмент в окрашенных клетках может быть красным, желтым, коричневым, а в некоторых случаях синим или непрозрачно-белым. Кровь может поступать в жаберный мешок либо из дорсального, либо из вентрального срединного синуса в зависимости от направления, в котором бьется сердце в данный момент (см. Ниже); и это самое интересное и красивое зрелище - наблюдать под микроскопом циркуляцию разноцветных кровяных телец через прозрачные сосуды и переплетение ресничек по краям соседних стигматов у маленькой асцидии.

У *асцидий* (рис. 23) сердце представляет собой удлиненную веретенообразную трубку, расположенную на брюшном и заднем краях желудка, выступающую в пространство (перикард), которое является частью первоначального целома, остальная часть которого у взрослого человека представлена репродуктивной и почечной полостями. Стенка сердца непрерывна по одному краю с стенкой перикарда, и сердце следует рассматривать как трубчатую инвагинацию стенки перикарда, закрывающую часть окружающего пространства (бластоцель эмбриона) и имеющую открытые концы, которые сообщаются с крупными кровеносными синусами, ведущими к жаберному мешку, внутренним органам, а также к стенке тела и тесту. Полость сердца не разделена, и в ней отсутствуют клапаны. Его стенка образована из одного слоя эпителиомышечных клеток, внутренние, мышечные концы которых представляют собой поперечно-полосатые волокна, идущие вокруг сердца — единственной поперечно-полосатой мышечной ткани, встречающейся в организме. Волны сокращения проходят вдоль сердца из конца в конец, сначала в течение определенного количества ударов в одном направлении, а затем, через некоторый интервал, в другом. Если маленькую или молодую *асцидию* поместить живой, левой стороной вверх, в часовое стекло или небольшую ванночку с морской водой и рассмотреть под микроскопом малой мощности, сердцевина будет хорошо видна у заднего конца прозрачного тела. Следует заметить, что "биение" выглядит как последовательные волны крови, проталкиваемые через трубчатое сердце от одного конца к другому его сокращениями. Понаблюдав за волнами, проходящими, скажем, от правой части сердца к левой в течение примерно полутора минут (возможно, 60 или 80-100 ударов), вы увидите, что они постепенно становятся медленнее, а затем и вовсе прекращаются. Но через семь или восемь секунд слабая волна сокращений начнется от *левого* конца сердца и пройдет по нему вправо; за ней последуют более сильные сокращения в течение полутора минут, а затем снова наступит пауза и направление изменится. Было высказано предположение, что причиной этой замечательной реверсии, возможно, может быть то, что сердце, находящееся в брюшном сосуде, который шире соответствующего спинного ствола, перекачивает кровь либо в лакуны жаберного мешка, либо во внутренние органы в большем объеме, чем может выйти через меньший жаберно-висцеральный сосуд за то же время, в результате чего указанные лакуны вскоре наполняются кровью и за счет обратного давления вызывают остановку, а затем и реверсию ритма. Отсутствие каких-либо клапанов в сердце, регулирующих направление потока, очевидно, облегчает такое чередование тока.

Более крупные каналы, по которым течет кровь, могут быть выстланы нежным эндотелием, но более мелкие каналы - это просто промежутки в соединительной ткани. Сердце, хотя анатомически и является "вентральным сосудом", проходит в основном дорсо-вентрально. Кровеносный канал, отходящий от вентрального конца сердца, называется "жабро-сердечный сосуд" (рис. 23, *б.в.*). Это дает ответвление, которое вместе с соответствующим

ответвлением от "сердечно-висцерального" сосуда (*c.v*) на другом конце сердца направляется на исследование, а затем проходит вдоль вентрального края жаберного мешка в виде жаберной аорты (*b.a*), внешней по отношению к эндостилю, сообщаясь сбоку с вентральными концами всех поперечных сосудов жаберного мешка. Сердечно-висцеральный сосуд (рис. 23, *см.v*) после того, как он отдает свое ответвление исследуемому, распадается на ряд пазух, которые разветвляются над пищеварительным каналом и другими внутренними органами. Эти висцеральные лакуны, наконец, сообщаются с третьим большим синусом, "бранхио-висцеральным" сосудом (*b.v*), который проходит вперед вдоль дорсального края жаберного мешка как дорсальная аорта (*d.a*), снаружи от дорсальной пластинки, и соединяет дорсальные концы всех поперечных сосудов жаберного мешка. Помимо этих трех основных систем — бранхио-сердечной, кардио-висцеральной и бранхио-висцеральной — (см. рис. 23), во всех частях тела имеются многочисленные лакуны, посредством которых устанавливаются анастомозы между различными токами крови.

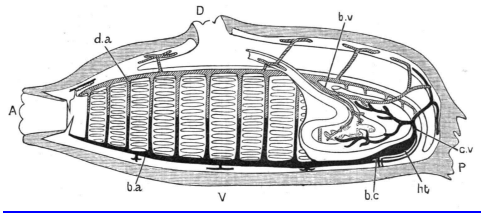


Рис. 23.— Схематическое вскрытие *асцидий* с левой стороны, чтобы показать ход кровообращения. Передняя часть жаберного мешка открыта, задняя часть покрыта внутренними органами. *b.a*, жаберная (вентральная) аорта; *b.c*, branchio- сердечный сосуд; *b.v.*, branchio - висцеральный сосуд; *c.v.*, сердечно-висцеральный сосуд; *d.a*, дорсальная аорта; *ht*, сердце. *A*, передний; *P*, задний; *D*, спинной; *V*, вентральный.

Когда сердце сокращается вентро-дорсально, циркуляция происходит следующим образом: —кровь, которая течет по сосудам жаберного мешка, собирается в насыщенном кислородом состоянии в жабрно-сердечном сосуде, и после получения потока крови из теста поступает в вентральный конец сердца. Затем он перемещается с дорсального конца в сердечно-висцеральные сосуды и таким образом достигает теста, пищеварительной системы и других внутренних органов; затем, после циркуляции в висцеральных лакунах, он попадает в бранхио-висцеральный сосуд в загрязненном состоянии и распределяется по бранхиальным сосудам для повторной очистки. Когда сердце, с другой стороны, сокращается дорсо-вентрально, этот ход кровообращения меняется на обратный, "вены" и "артерии" обмениваются функциями, и то, что минуту назад было "системным", теперь является "дыхательным" сердцем. Это явление, не имеющее аналогов в животном мире.

Все кровеносные сосуды и лакуны, вероятно, происходят, подобно полости сердца, из бластоцели эмбриона и не являются, в отличие от полости перикарда, частью целома (энтодермального происхождения).

Нервная железа и Дорсальный бугорок.По дорсальной срединной линии, недалеко от переднего конца тела, и погруженный в мантию на вентральной[95] поверхности нервного узла, находится небольшая железистая масса — нервная железа, — которую, как впервые

показал Джулин, есть некоторые основания рассматривать как гомолог гипофизу головного мозга позвоночных. Меткалф недавно показал, что нервная железа может иметь двойную структуру — частично мозговую и частично устьичную, — как у позвоночных.

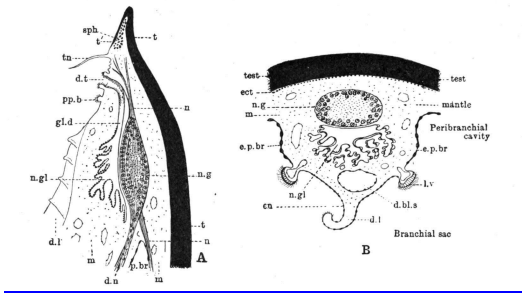


Рис. 24.— Передне-дорсальная часть *асцидий*, показывающая соотношение слоев тела и нервной системы. **A**, в сагиттальном разрезе; **B**, в поперечном разрезе. *d.b.s*, дорсальный кровеносный синус; *d.l*, дорсальная пластинка; *d.n*, спинной нерв; *d.t*, дорсальный бугорок; *ect*, эктодерма; *en*, энтодерма; *e.p.br*, эпителий перибранхиальной полости; *гл.d*, проток субневральной железы; *l.v* указывает на мерцательный эпителий, покрывающий продольный сосуд жаберного мешка; *m*, мантия; *n*, нерв; *n.g.*, ганглий; *n.gl*, нервная железа; *p.br*, перибранхиальная полость; *cmp.b*, перифарингеальные полосы; *sph*, жаберный сфинктер; *t*, *t'*, тест; *tn*, щупальце.

Функция этой железы до сих пор остается несколько загадочной. Она может просто образовывать вязкий секрет, который разносится по перифарингеальным полосам и вниз по дорсальной пластинке. С другой стороны, было высказано предположение, что функция органа, возможно, может быть почечной, для удаления азотистых отходов жизнедеятельности по соседству с нервной системой. Наконец, это может быть лимфатическая железа.

Нервная железа, на которую впервые обратил внимание Хэнкок, может быть продолжена назад вместе со спинным нервом, и она сообщается спереди посредством узкого протока с передней частью жаберного мешка (глотки). Отверстие протока расширяется, образуя воронкообразную полость (рис. 24, A), которая может быть загнута сама на себя, извита или даже разделена на ряд отверстий меньшего размера (см. Рис. 43, стр. 79), образуя сложный выступ, называемый дорсальным бугорком, расположенный в дорсальной части предбрюшинной зоны. Спинной бугорок у *Ascidia mentula* имеет форму подковы (рис. 21, *д.т.*); он варьируется у большинства асцидий (см. Рис. 43) в зависимости от рода и вида, а в некоторых случаях и у отдельной особи. Сенсорные клетки находятся в эпителии, и поэтому весьма вероятно, что этот извитый реснитчатый гребень, помимо отверстия протока от нервной железы, может быть органом чувств для проверки качества воды, поступающей в жаберный мешок.

Нервная система и органы чувств.Единственный удлиненный ганглий (рис. 24, *н.г.*), расположенный на средней спинной линии мантии, между жаберным и предсердным сифонами, является единственным нервным центром у *асцидий* и большинства других оболочников. Это дегенеративные остатки дорсальной стенки трубчатой спинномозговой нервной системы туловищной области хвостатой личинки асцидии — противоположная

вентральная стенка дала начало субневральной железе. Более задняя, или спинная, часть личинки почти полностью исчезла у большинства взрослых оболочников. Однако он сохраняется у аппендикуляриев, и его следы были обнаружены в спинном нерве, идущем назад к пищеводу у некоторых асцидий (например, у *Clavelina*). У молгулид он может быть ганглиозным.

Ганглий имеет маленькие округлые нервные клетки на поверхности и переплетающиеся нервные волокна внутри. От него отходят распределительные нервы на обоих концах (рис. 24, А), которые проходят через мантию к отверстиям, где они разделяются, питая доли и мышцы сфинктера. Единственными органами чувств являются пигментные пятна ("глазки", образованные модифицированными клетками эктодермы, покрытыми красным и желтым пигментом) между жаберными и предсердными долями, щупальца у основания жаберного сифона и, вероятно, дорсальный бугорок и язычок, или дорсальная пластинка, во всех из которых, а также в эндостиле и перифарингеальных полосах и в сосочках на эктодерме и в жаберном мешке, были обнаружены сенсорные клетки. Все они, рассматриваемые как органы чувств, находятся в низкоразвитом состоянии. Личинки асцидий, с другой стороны, имеют хорошо развитые внутримозговые зрительные и слуховые органы чувств (см. рис. 26, стр. 60), а у некоторых пелагических оболочников обнаружены отоцисты и пигментные пятна, связанные с ганглиями.

Пищеварительный канал.—Рот и глотка (жаберный мешок) уже были описаны. Остальная часть пищеварительного канала представляет собой изогнутую трубку, которая у *A. mentula* и большинства других асцидий находится в мантии с левой стороны тела и выступает в перибранхиальную полость (см. фиг. 18 и 19). Пищевод выходит из жаберного мешка по средней линии спины, недалеко от заднего конца спинной пластинки. Это короткая изогнутая трубка, которая ведет вентрально к большому веретенообразному толстостенному желудку с внутренним ребром. Кишечник выходит из брюшного конца желудка и вскоре поворачивается кпереди, затем дорсально, а затем кзади, образуя изгиб, кишечная петля, в которой находится яичник, открывается кзади. Теперь кишечник снова изгибается кпереди и с этой точки проходит почти прямо вперед, как прямая кишка, завершая, таким образом, второй изгиб, ректальная петля, в которой находятся почечные пузырьки, открыта кпереди. Стенка кишечника утолщается изнутри, образуя тифлозол (рис. 18, *ty*), прокладку, которая проходит по всей его длине, чтобы уменьшить просвет трубки до серповидной щели. Задний проход открывается в дорсальную или клоакальную часть перибранхиальной полости рядом с отверстием предсердия. Стенки желудка железистые, а большинство клеток энтодермы, выстилающих трубку, реснитчатые. Система тонких, микроскопических, разветвленных канальцев с расширенными концами ("преломляющий орган"), которая разветвляется по наружной стенке кишечника и сообщается с полостью желудка на пилорическом конце посредством протока, вероятно, является пищеварительной железой. У *асцидий* нет отдельной крупной железы, к которой можно было бы применить название "печень", как у некоторых других туничных.

Почечный орган.— Масса крупных пузырьков с прозрачными стенками, которая занимает петлю прямой кишки (рис. 18 и 19, *ren*), и может простираться над прилегающими стенками кишечника, является почечным органом без протока. Каждая везикула представляет собой модифицированные остатки части примитивного целома или полости тела и образована из клеток, которые удаляют азотистые отходы жизнедеятельности из крови, циркулирующей в соседних лакунах крови, и откладывают их в полости везикулы, где они образуют один

или несколько концентрически слоистых конкрементов желтоватого или коричневатого цвета, иногда покрытых меловым налетом. Эти конкременты содержат мочевую кислоту, и у крупных асцидий их очень много. Таким образом, азотистые отходы жизнедеятельности откладываются и накапливаются в почечных пузырьках вместо того, чтобы выводиться из организма. У других асцидий почечные органы могут отличаться от вышеуказанных по положению и структуре; но ни в коем случае у них нет выводного протока, если только нервную железу не следует рассматривать как один из почечных органов, что пока не доказано.

Репродуктивные органы.—*Ascidia mentula* является гермафродитом, и репродуктивные органы расположены вместе с пищеварительным каналом на левой стороне тела (рис. 19, *ov*). Яичник представляет собой разветвленную железу, которая занимает большую часть петли кишечника. Она содержит полость, которая, наряду с полостями семенника, является производной от эмбриональной целомы; яйцеклетки образуются из ее стенок и по мере созревания попадают в полость. Яйцевод продолжается в полость яичника и ведет вперед вдоль прямой кишки, окончательно открываясь возле заднего прохода в перибранхиальную полость (рис. 18, *на рисунке*). Яичко состоит из большого количества тонких разветвленных канальцев, которые разветвляются над яичником и прилегающими частями стенки кишечника. Эти канальцы заканчиваются яйцевидными выпуклостями. Ближе к началу прямой кишки более крупные канальцы соединяются, образуя семявыносящий проток, трубку значительных размеров, которая проходит вперед вдоль прямой кишки и, подобно яйцеводу, заканчивается, открываясь в перибранхиальную полость рядом с анусом. Просвет канальцев яичка, как и полость яичника, является частью эмбрионального мезобластного пространства, а сперматозоиды образуются из клеток, выстилающих стенку. У некоторых асцидий (некоторых Molgulidae и Cynthiidae) репродуктивные органы присутствуют с обеих сторон тела, а у других, как у *Polycarpa*, имеется множество полных наборов как мужских, так и женских систем, прикрепленных к внутренней поверхности мантии с обеих сторон тела и выступающих в перибранхиальную полость.

Эмбриология и история жизни типичной асцидии.

Яйца туникаты по большей части небольшого размера, почти бесцветные и прозрачные, с небольшим количеством пищевого желтка или вообще без него. Однако у некоторых (например, у некоторых синтиид и некоторых сложных асцидий) яйца крупнее, более непрозрачны и содержат значительное количество пищевого желтка. Яйцеклетки этого типа не выбрасываются из тела родителя в виде яйцеклеток, а оплодотворяются и остаются в полости предсердия или в его специальном дивертикуле - инкубационном мешочке - до тех пор, пока они не продвинутся далеко в развитии; и обычно покидают тело в виде хвостатых личинок. У многих видов яйцеклетки и сперматозоиды созревают в разное время в истории жизни, и поэтому самооплодотворение предотвращается. Некоторые виды (такие как многие Botryllidae и Distomatidae) являются протогинными, яйцеклетки образуются и сбрасываются до созревания семенников, в то время как другие виды (*Coelocormus huxleyi*) являются протоандрическими, будучи самцами в молодости и самками позже. Но нет никаких сомнений в том, что в других случаях (например, *Ascidia mentula*) самооплодотворение не только возможно, но и действительно имеет место. После созревания некоторые из фолликулярных клеток, которые инвестируют яйцеклетку в яичник, мигрируют в яйцеклетку и пролиферируют, образуя слой в поверхностной части

яйцеклетки, где они появляются в виде так называемых "тестоядерных клеток" или "калиммоцитов" (рис. 25, A, *m.c*). Оставшиеся фолликулярные клетки могут образовывать два или более слоя, обычно один из крупных кубических клеток, которые могут сильно вакуолизироваться рядом с яйцеклеткой, и внешний уплощенный слой, который сбрасывается, когда яйцеклетка выходит из яичника.

Сегментация завершена и приводит к образованию сферической бластулы с небольшой сегментационной полостью (рис. 25, B). Бластула становится больше и начинает дифференцироваться.[96] На одном конце этого эмбриона есть клетки немного меньшего размера, которые делятся быстрее, будущая эктодерма, и клетки немного большего размера и более зернистые клетки на другом, которые становятся в основном энтодермой (гипобластом). Затем происходит инвагинация более крупных клеток (рис. 25, Г), в результате чего образуется гаструла с архентероном. Клетки гипобласта, выстилающие архентерон, становятся столбчатыми (*hy*). Изгиб и более быстрый рост на переднем конце зародыша сужают примитивно широко открытый бластопор и переносят его к заднему концу будущей дорсальной поверхности (рис. 25, E). Ориентация тела теперь ясна.

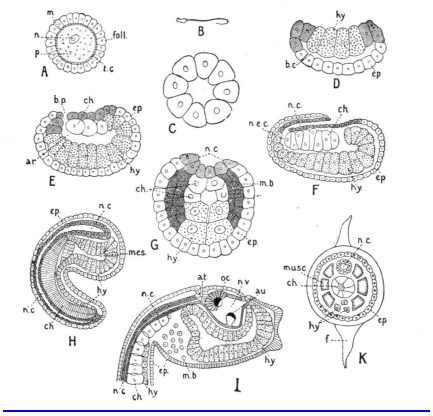


Рис. 25.—Эмбриология асцидий. **A**, зрелая яйцеклетка: *фолликул*, фолликулярная клетка; *m*, мембрана; *n*, ядро; *p*, протоплазма; *m.c*, тест-клетка; **B**, зрелый сперматозоид; **C**, стадия сегментации на разрезе для выявления бластоцели; **D**, ранняя стадия гаструлы; **E**, более поздняя стадия гаструлы; **F**, более поздний эмбрион показаны зачатки хорды и нервной трубки; **G**, поперечный разрез тела эмбриона, показывающий мезобласт и формирование нервного канала; **H**, поздний эмбрион, показывающий тело и хвост, хорду, нервный канал и брыжейку; **I**, молодая личинка, готовая к вылуплению; **K**, поперечный разрез хвоста личинки. *ar*, Архентерон; *at*, инвагинация предсердий; *au*, отоциста; *b.c*, бластоцель; *b.p*, бластопора; *ch*, хорда; *ep*, эпибласт; *f*, хвостовой плавник; *hy*, гипобласт; *m.b.*, мезобласт; *mes*, брыжейка; *musc*, мышечная клетка; *n.c.*, нервный канал; *ne.c.*, нервно-кишечный канал; *.v*- нервный пузырь; *oc*- глазок. (Изменено по материалам Ковалевского и др.)

Эмбрион вытянут передне-кзади, дорсальная поверхность уплощена, а бластопор указывает на его задний конец. Вокруг бластопора крупные клетки эктодермы образуют медуллярную пластинку, вдоль которой проходит борозда (медуллярный желобок), проходящая вперед, ограниченная по бокам медуллярными складками, которые сходятся за бластопором. Под задней частью мозговой борозды некоторые клетки гипобласта из дорсальной стенки архентерона, по срединной линии, образуют полосу, простирающуюся вперед (рис. 25, E, *ch*).

Эта полоса отделяется от гипобласта, который смыкается под ней и, таким образом, дает начало хорде (рис. 25, F). Более латеральные и задние клетки становятся мезобластами и отделяются в виде латеральных пластинок, на которых нет следов метамерной сегментации (рис. 25, Г). Остальная часть архентерона становится жаберным мешком, а при дальнейшем росте отпочковывается от остальной части пищеварительного канала.

Медуллярная борозда теперь превращается в закрытый нервный канал за счет роста и выгибания внутрь (рис. 25, G, *н.э.*) медуллярных складок, которые соединяются друг с другом сзади вперед таким образом, что бластопор теперь открывается из кишечника в дно нервного канала, образуя нейрантериальный проход (рис. 25, F, *н.э.*). Некоторое время передний конец нервного канала остается открытым в виде нейропоры. К этому времени задний конец удлиняется, образуя хвост, и эмбрион приобретает форму головастика (рис. 25, H), характерную для свободной личинки. Хвост быстро растет, изгибается вокруг тела, а также подвергается скручиванию, так что его спинная поверхность оказывается лежащей на левой стороне. Он содержит клетки эктодермы на своей поверхности, клетки хорды (в один ряд) в центре (см. рис. 25, H, *ch*), нервный канал дорсально и ряд клеток энтодермы, представляющих энтерон вентрально от хорды. Позже мезобласт также продлевается до хвоста, где он образует полосу поперечно-полосатых мышечных клеток по обе стороны от хорды. Когда клетки эктодермы начинают выделять кутикулярную пробу, это формирует два тонких прозрачных продольных (спинной и вентральный) плавника в хвосте (рис. 25, К, *f*), и особенно на его конце, где радиальные утолщения образуют бороздки, напоминающие лучи-плавники. Эктодерма на переднем конце тела разрастается в три сросшихся сосочка (рис. 26, А).

Нервный канал теперь дифференцируется в трубчатую дорсальную нервную систему. Передний конец расширяется, образуя тонкостенный мозговой пузырь (см. рис. 25, I и 26, А), содержащий позже внутримозговой, дорсальный пигментированный глаз (*oc*) и вентральный отолит (*au*) личинки. Следующая часть канала утолщается, образуя стволовой ганглий, а за ним находится более тонкий "спинной мозг", который тянется к концу хвоста. Реснитчатый дивертикул переднего конца кишечной полости (будущей глотки), который вступает в тесные отношения с передней частью мозгового пузырька,[97] и позже открывается в эктодермическую инвагинацию, которая образует рот в этом месте, очевидно, является зачатком нервного протока или гипофизарного канала. Будущий жаберный мешок (глотка) с вентральным срединным утолщением, которое будет эндостилем, к этому времени четко отличается своими большими размерами от гораздо более узкой задней части энтерона, которая вырастает и становится пищеводом, желудком и кишечником. Хорда не простирается вперед в область глотки, а ограничивается задней или каудальной частью эмбриона. Теперь на нем видны линзовидные кусочки студенистого межклеточного вещества, выделяемого клетками и лежащего между ними (рис. 25, I). Устье формируется в виде стомодея, или эктодермальной инвагинации, кпереди-дорсально в области, где закрылась нейропора, и примерно в то же время образуются два боковых эктодермальных заворота (рис. 26, А, *at*), которые становятся предсердными или перибранхиальными мешочками, сначала отдельными, затем объединяющимися по срединно-спинной линии, образуя клоаку взрослого человека и отверстие предсердия. Врастания из мешочков предсердий и выросты из стенки глотки сливаются, образуя протостигматы (первичные жаберные щели), с помощью которых полость жаберного мешка сначала сообщается с внешней средой через отверстия предсердий. Мнения расходятся относительно того, представлена ли у молодых асцидий только одна или несколько пар

настоящих жаберных щелей; и фактические детали их формирования и подразделения, формирующие стигматы взрослой особи, значительно различаются у разных форм. У *Clavelina* стигматы образуются в виде независимых перфораций стенки глотки; у *асцидий* две пары протостигматов увеличиваются до шести пар, которые подразделяются на стигматы; *Botryllus* и другие формы в некоторых отношениях занимают промежуточное положение. Несомненно, подразделение протостигматов примитивно, но в некоторых случаях было утрачено в онтогенезе. До сих пор остается сомнительным, в какой именно степени стенки предсердных или перибранхиальных полостей образованы из эктодермы или энтодермы.

Эмбрион вылупляется примерно через два-три дня после оплодотворения в виде личинки или головастика-асцидии (рис. 26, А), который короткое время ведет свободное плавание, в течение которого он развивает свою нервную систему и мозговые органы чувств, а также мощные мезобластные мышечные полосы, расположенные по бокам хорды (теперь это цилиндрический стержень студенистой природы, окруженный остатками исходных клеток) в хвосте, которые формируют опорно-двигательный аппарат. На рис. 26, А показана эта стадия, высшая в организации хордовых, когда личинка активно плавает по морю, помахивая своим длинным хвостом при помощи спинного и брюшного плавников.

В дополнение к уже упомянутым структурам, мезодерма сформировала начало мышечной стенки тела, соединительную ткань вокруг органов и кровеносную систему; эндостиль развился в виде толстостенной бороздки вдоль вентрального края глотки, которая стала жаберным мешком; а перикардиальный мешок и его инвагинация в сердце сформировались в мезобласте между эндостилем и желудком. "Эпикардиальные трубки" отходят от заднего конца эндостиля и присоединяются к перикарду. Они играют важную роль в формировании почек в колониальной оболочке. Сердце соединяется с бластоцелическими кровеносными сосудами на двух своих концах. Сердце и перикард у Tunicata имеют те же взаимоотношения, что и у Enteropneusta, но очень сомнительно, что эти органы генетически связаны с сердцем позвоночных.

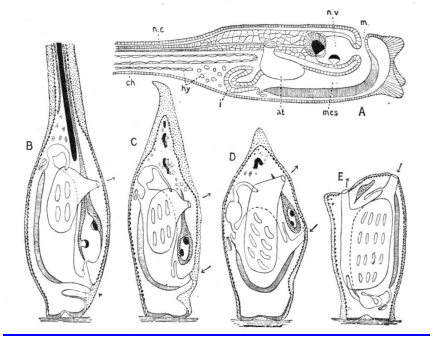


Рис. 26.-Метаморфоза асцидии. **A**, свободно плавающая хвостатая личинка; **B**, метаморфоза- прикрепленная личинка; **C**, дегенерация хвоста и нервной системы личинки; **D**, дальнейшая дегенерация и метаморфоза личинки в **E**, молодую неподвижную асцидию. *at* - инвагинация предсердий; *ch* - хорда; *hy* - клетки гипобласта; *i* - кишечник; *m* - рот; *mes* - брыжейка; *n.c* - нервный канал; *n.v*- нервный пузырь с органами чувств. (Изменено по материалам Ковалевского и др.)

Непарный зрительный орган в мозговом пузыре, когда он полностью сформирован, имеет сетчатку, пигментный слой, хрусталик и роговицу; в то время как вентральный срединный орган представляет собой большой сферический частично пигментированный отолит, прикрепленный тонкими волоскоподобными отростками к вершине впадины "crista acustica" (рис. 26, A). Через несколько часов, или самое большее через день или около того, личинка прикрепляется одним или несколькими из трех передних эктодермальных железистых сосочков (одним спинным и двумя боковыми) к какому-либо инородному телу и начинает регрессивную метаморфозу, которая приводит к взрослому состоянию. Прилипшие сосочки, выполнив свою функцию, начинают атрофироваться, и их место занимает быстро увеличивающаяся проба. Хвостик, который поначалу быстро вибрирует, частично извлекается из теста и поглощается, а частично разлетается в клочья (рис. 26, Б, В, Г). Хорды, нервные трубки, мышцы и т.д. выводятся в организм, где они разрушаются и поглощаются фагоцитами. Задняя часть нервного канатика и его передний конец с крупными органами чувств исчезают, а средняя часть, или стволовой ганглий, редуцируется, образуя относительно небольшой ганглий взрослого человека, под которым гипофизарная трубка дает начало нервной железе. В то время как опорно-двигательный аппарат, нервная система и органы чувств, таким образом, исчезают или сокращаются, пищеварительный канал и репродуктивные органы в значительной степени увеличиваются. Жаберный мешок увеличивается, его стенки пронизываются кровеносными каналами и разрастаются, образуя стержни и сосочки, а количество отверстий значительно увеличивается за счет того, что первичные жаберные щели разделяются на поперечные ряды стигматов. Желудок и кишечник, которые развились как вырост из задней части жаберного мешка с правой стороны, становятся длиннее и изгибаются, так что конец кишечника открывается сначала в левую сторону, а в конечном итоге в клоаку или срединную часть полости предсердия. Прилипшие сосочки теперь исчезли и функционально заменены разрастанием теста на соседние объекты; и в то же время область тела между точкой фиксации и ртом (жаберным отверстием) быстро увеличивается в объеме, так что тело асцидии поворачивается примерно на 180 °, и, таким образом, жаберный сифон переносится к противоположному концу от области прикрепления (см. Рис. 26, B, C, D, E). Наконец, гонады и их протоки образуются в мезодерме между желудком и кишечником. Таким образом, мы получаем малоподвижную, дегенеративно закрепленную взрослую асцидию с незначительными признаками хордовых, отмеченными на ранней личиночной стадии, или вообще без них (см. E и A, рис. 26). Свободно плавающая хвостатая личинка

демонстрирует асцидию на высшем уровне ее организации и является стадией, которая указывает на генетическое родство оболочников с позвоночными.

У некоторых асцидий с большим количеством пищевого желтка в яйце или у которых развитие происходит в теле родительницы, история жизни, приведенная выше, более или менее изменена и сокращена, а у некоторых форм личиночная стадия с хвостом отсутствует. Некоторые исключительные случаи развития будут отмечены ниже в разделах, посвященных группам, к которым они принадлежат.

Примечательная история жизни типичной асцидии, общие сведения о которой приведены выше, важна с двух точек зрения:-

1. Это прекрасный пример дегенерации. Свободно плавающая личинка - более высокоразвитое животное, чем взрослая асцидия. Личинка, как мы видели, сравнима с личинкой рыбы или молодым головастиком и, таким образом, является хордовым животным, демонстрирующим очевидное родство с позвоночными; в то время как взрослая особь по своему строению не является хордовой и по своей организации *находится на одном уровне* с некоторыми червями или с низшими моллюсками, хотя и совершенно другого типа.

2. Это показывает нам истинное положение асцидий (Tunicata) в ряду животных. Если бы мы знали только взрослые формы, мы могли бы рассматривать их как аберрантную группу червей или, возможно, как занимающую положение между червями и низшими моллюсками, или мы могли бы выделить их в независимую группу; но нам, безусловно, пришлось бы классифицировать их как беспозвоночных животных. Но когда мы знаем всю историю жизни и рассматриваем ее в свете "перепросмотра" и "эволюционных" взглядов, мы признаем, что асцидии, очевидно, родственны позвоночным и когда-то были свободноплавающими хордовыми, занимавшими положение где-то ниже низших рыб.

ГЛАВА III

ТУНИКАТА (*ПРОДОЛЖЕНИЕ*)

КЛАССИФИКАЦИЯ: ЛИЧИНОЧНЫЕ—АППЕНДИКУЛЯРИИ—СТРОЕНИЕ И Т.Д.—АСЦИДИЕВЫЕ—ПРОСТЫЕ АСЦИДИИ—СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ—СЛОЖНЫЕ АСЦИДИИ—ГЕММАЦИЯ—МЕРОСОМЫ—ГОЛОСОМЫ—ПИРОСОМАТИДЫ—THALIACEA—DOLIOLIDAE—SALPIDAE—ОБЩИЕ ВЫВОДЫ—ФИЛОГЕНИЯ.

Теперь мы обратимся к систематической классификации группы; и дальнейшие детали структуры или функции, моменты, представляющие интерес в истории жизни, такие как почкование и формирование колоний, привычки и встречаемость, а также другие особенности, такие как фосфоресценция, будут отмечены в соответствии с порядками, подотрядами, семействами и родами, в которых они встречаются.

КЛАСС TUNICATA.

Туничные, или урохордовые, - гермафродитные морские хордовые животные, которые в процессе своего развития проявляют основные признаки позвоночных, но у которых хорда ограничена задней частью тела и в большинстве случаев присутствует только на личиночных стадиях свободного плавания. Взрослые животные обычно сидячие и дегенеративные и могут быть одиночными или колониальными, неподвижными или свободными. Нервная система у личинки удлиненная, трубчатая, спинная, позвоночного типа, но в большинстве случаев у взрослой особи она дегенерирует, образуя небольшой ганглий, расположенный над глоткой. Тело полностью покрыто толстым кутикулярным тестом ("оболочкой"), которое содержит вещество, похожее на целлюлозу. Пищеварительный канал имеет значительно увеличенную дыхательную глотку или жаберный мешок, который перфорирован двумя или многими более или менее измененными жаберными щелями, открывающимися в перибранхиальную или предсердную полость, которая сообщается с внешней средой через единственное дорсальное отверстие для выдоха (редко двумя вентральными отверстиями). Вентральное сердце простое и трубчатое, и периодически меняет направление кровотока на противоположное.

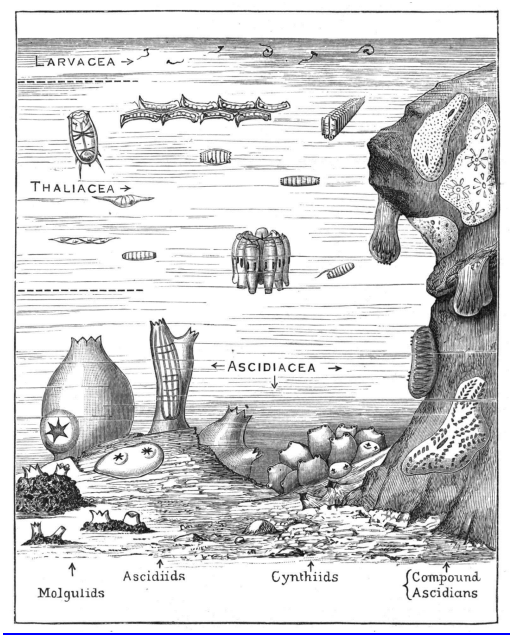


Рис. 27.— Схема основных видов туникат, обитающих в море.

Этот класс делится на три отряда: Аппендикулярные, асцидиевые и сальпиевые (см. рис. 27).

Отряд I. Личинки (аппендикулярии).

Свободно плавающие пелагические формы, у которых задняя часть тела принимает форму большого опорно-двигательного придатка, "хвоста", в котором есть ось скелета, мочевая хорда. Относительно крупный кутикулярный тест, "домик", может образовываться с большой скоростью (примерно за час) в виде секрета из части эктодермы; однако это всего

лишь временная структура, которая вскоре удаляется и заменяется другой. Жаберный мешок - это просто увеличенная глотка с двумя вентральными реснитчатыми отверстиями (стигматами), ведущими наружу. Их можно рассматривать как представителей первичных жаберных щелей (неразделенных) асцидий. Таким образом, существует единственная пара. Отдельной перибранхиальной, предсердной или клоакальной полости нет. Нервная система состоит из большого дорсально расположенного ганглия и длинного нервного канатика, который тянется назад по пищеварительному каналу, достигая хвоста, вдоль которого он проходит с левой стороны (морфологический дорсальный край) хорды мочевого пузыря. Задний проход открывается вентрально на поверхности тела, обычно перед стигматами. В истории жизни не известно о размножении путем геммирования или метаморфозы.

Строение и образ жизни.— Это одна из самых интересных групп туникат, поскольку она более полно, чем любая из остальных, демонстрирует вероятные признаки предковых форм. Он практически не подвергся дегенерации и, следовательно, больше соответствует хвостатому личиночному состоянию, чем взрослым формам других групп. Фактически, он сохраняет первоначально заднюю, хордовую, часть тела, которая утрачена при метаморфозе всех остальных оболочников. Следовательно, аппендикулярии были описаны как постоянные, или половозрелые, личиночные формы, и, следовательно, также можно сказать, что взрослые *асцидии* соответствуют только стволу аппендикулярия. Отряд включает в себя единственную группу, АППЕНДИКУЛЯРИИДЫ, все представители которой мельчайшие (обычно около 5 мм. по общей длине) и в свободном плавании (рис. 28). Они встречаются у поверхности моря (и исключительно на больших глубинах) в большинстве частей света, двигаясь характерным вибрирующим образом за счет сокращений мощного хвоста (см. рис. 27). Они обладают способностью с большой скоростью образовывать из участков особенно крупных железистых клеток эктодермы, "ойкопластов", чрезвычайно большой (во много раз превышающий размер тела) студенистый слой, который, вероятно, соответствует тесту других групп, хотя сомнительно, содержит ли он целлюлозу, и он отличается также отсутствием иммигрировавших клеток и своей временной природой. Эта структура (рис. 28) была впервые описана фон Мертенсом и названа им "Хаус"; недавно она была более детально исследована Ломаном. Она лишь слабо прикреплена к телу и часто сбрасывается вскоре после своего образования. Его функция, вероятно, защитная и, возможно, в некоторой степени гидростатическая, и он также может быть полезен для удаления питательных частиц из больших объемов воды, которые фильтруются через его сложные каналы и перфорированные складки.[98] Длинный, сжатый с боков "хвост" аппендикуляриды прикреплен к брюшной поверхности тела (рис. 30) и загнут вниз и вперед, так что обычно он направлен более или менее кпереди; и закручен под углом 90 °, так что спинной край лежит слева. Это показывает то, что было интерпретировано как следы метамерной сегментации, когда его боковые мышечные полосы разбиты на последовательные части (предполагаемые миотомы, вероятно, только клетки), в то время как нервный канатик представляет собой серию увеличений, образованных группами нервных клеток, от которых отходят распределительные нервы. У *ойкоплевры* мышечная полоса в хвосте образована из десяти клеток, сросшихся с каждой стороны. У основания хвоста находится заметно более крупный удлиненный узел. Мочеполовая хорда в хвосте состоит из однородного стержня, окруженного оболочкой, содержащей ядра.

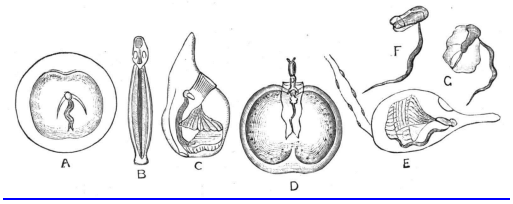


Рис. 28.—Аппендикуляриоз. **A**, *сикулярный аппендикулярий*, Fol, с домиком; **B**, *Megalocercus abyssorum*, Chun, nat. размер; **C**, *Ойкоплевра синегнойная*, Gegenb., с домиком; **D**, *Fritillaria megachile*, Fol, с пузырьком; **E**, аппендикулярий в домике; **F** и **G**, две стадии формирования домика. (От**A** до **D** от Зеелигера; от **E** до **G** от Ломанна.)

Передний (мозговой) ганглий соединен с отоцистой (рис. 29), пигментным пятном и трубчатым, покрытым ресницами отростком, открывающимся в жаберный мешок и представляющим дорсальный бугорок и связанные с ним части обыкновенной асцидии. Трубка заканчивается простой или свернутой клеточной массой, лежащей справа от ганглия. Нервная железа не обнаружена.

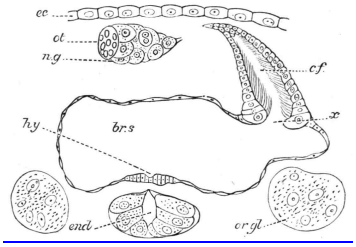


Рис. 29.— Поперечный разрез передней части *ойкоплевры*, на котором видны узлы, органы чувств, эндостиль и т.д. × 300. *отросток*, жаберный мешок; *c.f*, мерцательная воронка; *ec*, дорсальная эктодерма; *конец*, закрытый передний конец эндостиля; *hy*, гипобранхиальная борозда в дне жаберного мешка; *n.g*, нервный узел; *or.gl*, ротовая железа; *ot*, отоциста; *x*, отверстие мерцательной воронки в глотку.

Жаберное отверстие, или рот, ведет в простой жаберный мешок, или глотку (рис. 30, *cmp.s*). Щупальцев нет. Эндостиль короткий, представляет собой закрытую трубку как спереди, так и сзади (рис. 29) и имеет около четырех продольных рядов железистых клеток. Дорсальной пластинки нет, и перифарингеальные полосы проходят дорсально и кзади, соединяясь вплотную перед отверстием пищевода. Стенка жаберного мешка не имеет сложной структуры, обычной для Tunicata, и имеет только два реснитчатых отверстия (рис. 30, 31, 32, *sg*). Они гомологичны первичным стигматам типичных асцидий и паре жаберных щелей позвоночных. Они расположены далеко назад на брюшной поверхности, по одному с каждой стороны от средней линии, и ведут в короткие воронкообразные трубки, которые открываются на поверхности тела позади заднего прохода (рис. 30, *на*). Эти трубки соответствуют извилинам правого и левого предсердий, которые у обычной асцидии сливаются, образуя перибранхиальную полость. Остальная часть пищеварительного канала состоит из пищевода, желудка (который может иметь железистый дивертикул), кишечника и прямой кишки (рис. 30). Сердце, окруженное вентрально нежной перикардиальной оболочкой, расположено ниже и спереди желудка и сформировано путем дифференцировки наружных концов эпителиальных клеток в мышечные фибриллы. Две особенно крупные

железистые клетки расположены на противоположных концах сердца. Кровеносных сосудов нет, за исключением остатков первичной полости тела (бластоцеля). У некоторых более мелких видов *Oikopleura* сердцевинки нет. Почти все эти виды являются гермафродитами, а большой яичник и семенник расположены на заднем конце тела. Надлежащего яйцевода нет, генитальные продукты просто прорываются наружу в точке, отмеченной *г.д.* на рис. 30. Сперматозоиды обычно созревают и выделяются раньше яйцеклетки, и таким образом предотвращается самооплодотворение. Яйцеклетки очень маленькие, и о их развитии мало что известно.

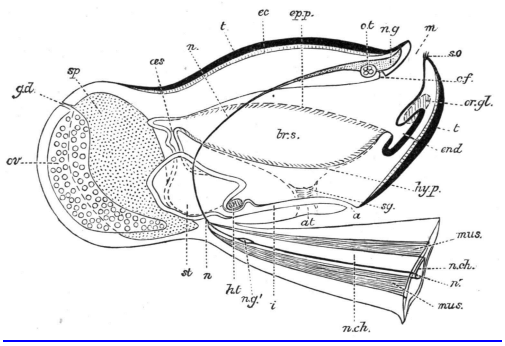


Рис. 30.— Продольный оптический разрез *Ойкоплевры*. Часть хвоста отрезают. *a*, задний проход; *at*, отверстие предсердия; *грудная клетка*, жаберный мешок; *c.f*, мерцательная воронка; *ec*, эктодерма; *конец*, эндостиль; *ep.p*, надглоточный гребень; *g.d*, выход половых желез наружу; *ht*, сердце; *hy.p*, гипофарингеальный гребень; *i*, кишечник; *m*, рот; *mus*, мышечные пучки в хвосте; *n*, нервный канатик; *n'*, нерв в хвосте; *n.ch*, мочевая хорда; *n.g*, нервный узел; *n.g'*, ганглий в хвосте; *oes*, пищевод; *or.gl*, ротовая железа; *ot*, отоциста; *ov*, яичник; *sg*, стигматы; *so*, орган чувств; *sp*, яичко; *st*, желудок; *t*, тест. (Вслед за Хердманом.)

Классификация.—Есть два семейства Larvacea: первое, KOWALEVSKIIDAE, включающее только замечательный род *Kowalevskia*, Fol, у которого отсутствуют сердце и эндостиль, а жаберный мешок снабжен четырьмя рядами реснитчатых зубовидных отростков. Два известных вида были обнаружены в Средиземноморье и Атлантике.

Второе семейство APPENDICULARIIDAE включает около восьми родов, среди которых можно упомянуть: (1) *Oikopleura*, Mertens, и (2) *Appendicularia*, Fol, у обоих тело короткое (1-2 мм. по длине) и компактен (рис. 30), а хвост относительно длинный, в то время как эндостиль прямой. (3) *Megalocercus*, Чун, из глубоководья Средиземного моря; *M. abyssorum* - самый крупный известный аппендикулярий, имеющий общую длину 3 см. — ярко-красного цвета. (4) *Fritillaria*, Q. и G., у которых тело удлиненное (рис. 32) и состоит из передней и задней частей, хвост относительно короткий, эндостиль загнутый, стигматы открываются далеко впереди заднего прохода, а на передней части тела сформирован эктодермальный капюшон.

Всего известно около сорока видов личинок.

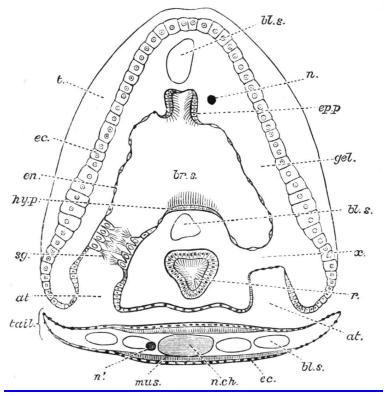


Рис. 31.— Поперечный разрез тела и хвоста *Oikopleura flabellum* (?) *at*, предсердная трубка; *bl.s*, кровеносное пространство; *br.s*, полость глотки или жаберного мешка; *ec*, эктодерма; *en*, энтодерма; *ep.p*, мерцательные полосы надглотки; *гель*, студенистая слой между эктодермой и энтодермой; *hy.p*, гипофарингеальная реснитчатая полоса; *mus*, мышечная ткань на внутренней поверхности эктодермы хвоста; *n*, нервный канатик; *n'*, его продолжение в хвосте; *n.ch*, хорда в хвосте; *r*, прямая кишка; *sg*, одно из стигматов или реснитчатых отверстий от жаберного мешка к трубке предсердия; *t*, тест (= "дом Юнга"); *x*, перемычка из студенистой ткани перед рыльцем, отделяющая жаберный мешок от трубки предсердия. (Вслед за Хердманом.)

Происшествие.Хотя по большей части они прозрачны и обычно почти невидимы в морской воде, некоторые аппендикулярии могут иметь определенные части тела (пищеварительный канал, эндостиль, гонады и т.д.), ярко пигментированные (оранжевый, фиолетовый и т.д.), и при исключительных обстоятельствах могут присутствовать в таком изобилии, что окрашивают участки моря. Аппендикулярии широко распространены и встречаются во всех морях от Арктики до Антарктики, как у берегов, так и в открытом океане. Хотя несколько видов были обнаружены на значительных глубинах в Средиземном море, все же в Атлантике они не являются глубоководными животными и как группа должны рассматриваться как поверхностные формы. Они довольно многочисленны на глубине до 100 морских саженей, а некоторые достигают 1500. Виды *Oikopleura* и *Fritillaria* часто встречаются у берегов Великобритании, вероятно, наиболее распространенными видами являются *O. dioica*, Fol, и *F. furcata*, Mox. Молодые особи появляются в планктоне примерно в феврале-марте, а более крупные формы, как правило, обнаруживаются позже летом. Было зарегистрировано несколько случаев, когда стаи особенно крупных форм, прошедших массовые испытания ("дом"), внезапно появлялись на нашем побережье в таком изобилии, что составляли важный элемент жизни на поверхности моря.

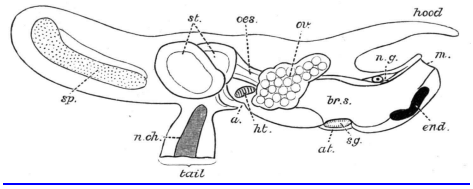


Рис. 32.—Схема *Fritillaria*, видимая с правой стороны, показывает удлиненное тело, капюшон и относительное расположение заднего прохода, отверстия предсердия и гонад. (Сравните с *ойкоплеврой*, рис. 30.) *a*, задний проход; *at*, отверстие предсердной трубки; *br.s*, жаберный мешок; *конец*, эндостиль; *ht*, сердце; *m*, рот; *n.ch*, хорда; *н.g*, нервный узел; *oes*, пищевод; *ov*, яичник; *sg*, рыльце; *sp*, яичко; *st*, желудок.

Порядок II. Асцидиевые (Ascidians).

Неподвижные или свободно плавающие Простые или Сложные асцидии, которые у взрослых особей никогда не снабжены опорно-двигательным аппаратом или хвостом и не имеют следов хорды. Свободноплавающие формы представляют собой колонии, простые асцидии всегда ведут малоподвижный образ жизни и обычно неподвижны. Тест является постоянным и хорошо развитым и формируется за счет иммиграции клеток из организма; как правило, он увеличивается в размерах с возрастом человека. Жаберный мешок большой и хорошо развитый. Его стенки перфорированы многочисленными щелями (стигматами), открывающимися в перибранхиальную полость, которая сообщается с внешней средой через единственное предсердное отверстие. Многие асцидии, как неподвижные, так и свободные, размножаются путем геммирования с образованием колоний, и в большинстве из них эмбрион, полученный половым путем, развивается в хвостатую личинку.

Асцидиевые включают три группы: простые асцидии, сложные асцидии и свободно плавающие колониальные *пиросомы*, которые в некоторых отношениях связывают этот Отряд с Thaliacea.

Подотряд 1. Простые асцидии.

Неподвижные асцидии, которые ведут одиночный образ жизни и очень редко размножаются геммированием; если, как в некоторых случаях, образуются небольшие колонии, члены не погребаются в общей инвестирующей массе, но у каждого есть свой особый тест. Строгой демаркационной линии между простыми и сложными асцидиями провести невозможно; и одно из семейств первой группы, Clavelinidae ("Социальные" асцидии Милна-Эдвардса), образует переход от типичных простых форм, которые никогда не размножаются путем геммирования, к Сложным формам, которые размножаются всегда. В настоящее время известно более 500 видов Ascidiae Simplices, но, вероятно, еще очень много неописанных. Подотряд можно разделить на следующие семейства:—

Семейство 1. Clavelinidae.— Простые асцидии, которые размножаются геммированием с образованием небольших колоний (рис. 33), в которых каждый член, или асцидиозооид, имеет отдельный тест, но все они связаны общей кровеносной системой и продолжением "эпикардиальных трубок" (см. стр. 83) от жаберного мешка. На столонах образуются почки (рис. 33), которые представляют собой сосудистые выросты с заднего конца тела, содержащие продолжения эктодермы, мезодермы и энтодермы (эпикарда) асцидиозоиды. Жаберный мешок не складчатый; внутренние продольные перекладины обычно отсутствуют; стигматы прямые; щупальца простые. Clavelinidae - простейшие из семейства Ascidiae Simplices. Это формы, которые ближе всего подходят к Сложным асцидиям и тесно связаны с Distomatidae. Вероятно, они являются ближайшими существующими в настоящее время представителями предковых форм, от которых произошли как простые, так и Сложные асцидии.

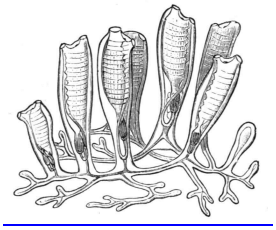


Рис. 33.—Колония *Clavelina lepadiformis* (натуральный размер).

Это семейство включает, среди прочего, следующие три рода:—*Ecteinascidia*, Herdman, с внутренними продольными полосами в жаберном мешке; *Clavelina*, Savigny, с длинным телом и кишкой, простирающимися позади жаберного мешка (рис. 33); и *Perophora*, Wiegmann, с коротким компактным телом и кишкой вдоль жаберного мешка. *Clavelina lepadiformis* и *Perophora listeri* - обычные британские виды, обитающие на глубине нескольких морских саженей у различных участков нашего побережья. Оба происходят вокруг южной оконечности острова Мэн. Осенью *Клавелина* накапливает резервный материал в клетках эктодермы частей столона, которые остаются, когда остальная часть колонии отмирает, а затем весной образуют новые почки.

Семейство 2. Ascidiidae.— Одиночные неподвижные асцидии, никогда не образующие колоний; со студенистым или хрящевым тестом; жаберное отверстие обычно восьмилопастное, предсердное отверстие обычно шестилопастное; жаберный мешок не складчатый; внутренние продольные стержни обычно присутствуют; стигматы прямые или изогнутые; щупальца простые; гонады внутри кишечной петли или вокруг нее. Это семейство делится на три секции:—

Sub-Fam. 1. Hypobythiinae.—Жаберный мешок без внутренних продольных стержней, тест укреплен любопытными симметрично расположенными узелками.

Один род *Hypobythius*, Moseley, содержит две глубоководные формы с ножками, обнаруженные "Челленджером"; *H. calycodes* (рис. 34, A) из Северной части Тихого океана, 2900 морских саженей, и *H. moseleyi* из Южной Атлантики, 600 морских саженей.

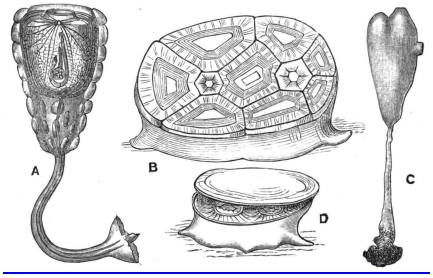


Рис. 34.—**A**, *Hypobythius calycodes*, Мозли; **Б**, *Chelyosoma macleayanum*, Brod. и совр.; **C**, *Corynascidia suhmi*, Herdman; **D**, *Rhodosoma callense*, Lac.-Duth.

Подсемейство. 2. Асцидиины.—Внутренние продольные полосы присутствуют; стигматы прямые. Многие роды, из которых наиболее важны следующие:—*Ciona*, Fleming,

присутствуют спинные язычки; *Ascidia*, Linnaeus (частично *Phallusia*, Savigny), присутствует спинная пластинка (рис. 15, стр. 40); *Rhodosoma*, Ehrenberg, передняя часть зародыша модифицирована с образованием крышечки (рис. 34, D); *Abyssascidia*, Herdman, кишечник с правой стороны жаберного мешка. Типовой род этой секции, *асцидии*, был подробно описан выше (глава II. стр. 39), и фиг. 15-26 иллюстрируют его структуру и историю жизни. Существует много видов. *Ciona intestinalis*, Linn. (Рис. 40, Б), является одной из самых распространенных британских асцидий и охотно обитает в аквариумах.

Подсемейство. 3. Кореллины.—Стигматы изогнутые, образующие спирали (рис. 35). Три рода: —*Корелла*, ольха и Хэнкок, тест студенистый, тело сидячее; *Коринасцидия*, Хердман, тест студенистый, тело на ножке (рис. 34, B), замечательная глубоководная форма с очень тонкими спирально закрученными сосудами в жаберном мешке (рис. 35, A), обитает в Тихом океане (2160 морских саженей). и Южный океан; *Челиосома*, Брод. и Sowb., верхняя часть теста модифицирована в роговые пластинки (рис. 34, Б).

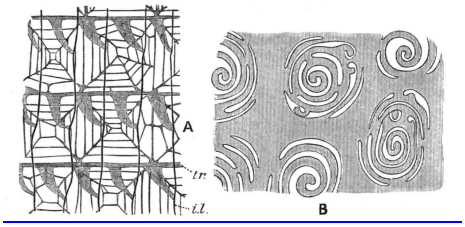


Рис. 35.—**A**, жаберный мешок *Corynascidia suhmi*, Herdman; **B**, жаберный мешок *Corella japonica*, Herdman. *i.l*, Внутренние продольные стержни; *tr*, поперечные сосуды. (Вслед за Хердманом.)

Корелла содержит несколько британских видов, один из которых, *C. parallelogramma*, O. F. Müll., является одним из самых распространенных и красивых асцидий в нашей коралловой зоне (около 20 морских саженей). Благодаря прозрачной кристаллической пробе можно легко разглядеть лимонно-желтую и карминовую пигментацию мантии и даже (с помощью хрусталика) движение ресничек вдоль спиральных стигматов жаберного мешка (сравните рис. 35, Б). Биение сердца можно увидеть непосредственно перед внутренними органами на *правой* стороне жаберного мешка (сравните с *асцидиями*, рис. 23).

В семействе асцидиевых яйца крошечные и содержат мало пищи- желтка или вообще не содержат его, а хвостатые личинки (рис. 26, 42, A) имеют типичную форму и строение, описанные в главе II.

Семейство 3. Cynthiidae.— Одиночные неподвижные асцидии (рис. 39), иногда встречающиеся скоплениями, но никогда не образующие колонии; обычно с кожистым или волокнистым непрозрачным тестом, которое иногда покрыто коркой песка; жаберное и предсердное отверстия обычно оба четырехлопастные. Жаберный мешок, сложенный в продольном направлении (рис. 36, A); стигматы прямые; щупальца простые или сложные (рис. 37); нервная железа дорсальнее ганглия; гонады прикреплены к стенке тела. Это семейство делится на три секции:—

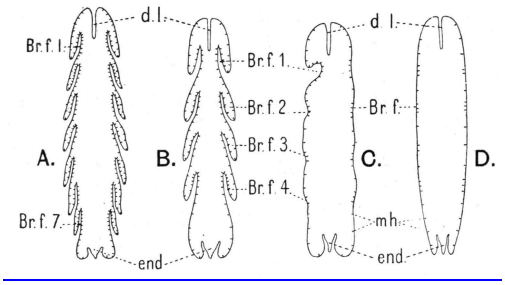


Рис. 36.- Схематические поперечные сечения жаберных мешочков Cynthiidae. **A** - *Синтия*; **B** - *Стиела*; **C** - *Стилопсис*; **D** - *Пелонайя*. *Br.f* 1-7 - с первой по седьмую жаберную складку; *d.l* - дорсальная пластинка; *конец* - эндостиль; *mh*- сетки.

Подсемейство. 1. Стилиновые.— Не более четырех складок (рис. 36, Б) с каждой стороны жаберного мешка; щупальца простые (рис. 37, А). Наиболее важными родами являются — *Styela*, Macleay и *Polycarpa*, Heller (рис. 39), с нормальными стигматами; и *Bathyoncus*, Herdman, с отсутствующими или измененными стигматами. Существует очень большое количество видов как *Styela*, так и *Polycarpa* из всех частей света, включая наши собственные моря. Очень распространенная британская прибрежная форма была отнесена к родственному роду под названием *Stylopsis grossularia* (рис. 39, А). В некоторых местах по всему нашему побережью он известен как "красноклювый брызгалок". У этого вида есть только одна хорошо заметная складка в жаберном мешке (рис. 36, В). Другой исключительный британский стилид - *Pelonaia corrugata*, запрещен к употреблению и товарам. (Рис. 39, I), без жаберных складок (рис. 36, D).

Младшая семья. 2. Cynthiinae.— Более восьми складок в жаберном мешочке (рис. 36, А); щупальца сложные (рис. 37, Б); тело сидячее или с коротким стеблем (рис. 39, F). Главный род - *Cynthia*, Савиньи, с большим количеством видов, некоторые из которых являются британскими. *Rhabdocynthia* имеет эхинизированные известковые спикулы в мантии (см. рис. 50, D, стр. 87).

Forbesella tessellata - замечательный британский вид, у которого тест разделен на пластинки (рис. 39, Б). По некоторым признакам занимает промежуточное положение между Styelinae и Cynthiinae.

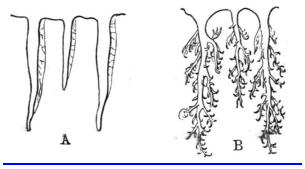


Рис. 37.-Щупальца Cynthiidae. **A** простой у стилиновых; **B**Сложный у синтиевых.

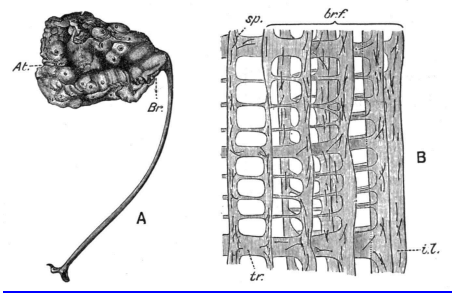


Рис. 38.—*Кулеолус вивилл-томсони*, Пастух. **A** - с левой стороны (половинный натуральный размер); **B** - часть жаберного мешка. *At* - отверстие предсердия; *Br* - жаберное отверстие; *br.f* - жаберная складка; *i.l* - внутренний стержень; *sp* - спикулы; *tr*- поперечный сосуд. (Вслед за Хердманом.)

Подсемейство. 3. Bolteninae.- Более восьми складок в жаберном мешке; щупальца составные; тело на ножке (рис. 38, А). Основными родами являются —*Boltenia*, Savigny, с четырехлопастным жаберным отверстием и нормальными стигматами; и *Culeolus*, Herdman (рис. 38), с жаберным отверстием, имеющим менее четырех долей, и стигматами, отсутствующими или измененными (рис. 38, Б). жаберный мешок представляет собой широкую сетку сосудов, укрепленных разветвленными известковыми спикулами. *Culeolus* - глубоководный род, открытый экспедицией "Челленджер"; в настоящее время известно восемь или девять видов из различных частей света, обитающих на глубине от 630 до 2425 морских саженей. Большинство видов обитает в Тихом океане; только один - в Северной Атлантике. Необычно изогнутый тип спикулы, обнаруженный в жаберном мешке и других органах, показан на рис. 50, В (стр. 87).

У синтиид обнаруживаются самые разнообразные состояния репродуктивных органов. Гонады иногда находятся на обеих, иногда только на одной стороне тела, иногда в виде одной или нескольких разветвленных масс, а иногда распределены в виде большого количества мельчайших "поликарпиков" по внутренней поверхности мантии.

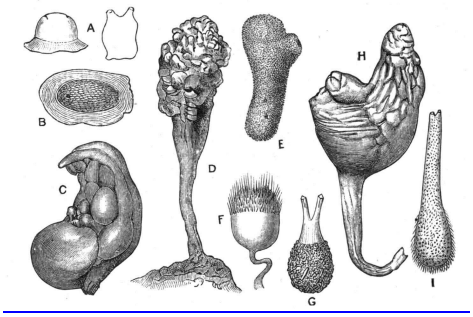


Рис. 39.Различные синтииды. **A**, две формы *Styelopsis grossularia*, Van Ben.; **B**, *Forbesella tessellata*, Forb.; **C**, *Polycarpa aurata*, Q. и G.; **D**, *Styela clava*, Herdman; **E**, *Polycarpa tinctor*, Q. и G.; **F**, *Синтия формоза*, Herdman ; **G**, *Поликарп коматый*, Ольха; **H**, *Polycarpa pedata*, Пастух; **I**, *Pelonaia corrugata*, Запрещ. и товары. (Вслед за Хердманом.)

Семейство Cynthiidae - самая крупная группа простых асцидий. Размеры видов варьируются от горошины до крупного какао-ореха. Они по большей части непрозрачны и часто ярко окрашены — преобладают красные, желтые и насыщенно—коричневые тона - и поэтому выглядят совсем иначе, чем серые студенистые асцидии и покрытые песчаной коркой

молгулиды. Они простираются от отметок прилива (*Styelopsis grossularia*) до пропастей (*Styela bythia* и *S. squamosa* на 2600 морских саженей). Некоторые роды (*Styela* и близкородственные *Dendrodoa*) простираются далеко в арктические моря, но многие родственные формы (*Styela* и *Polycarpa*) также встречаются в тропиках.

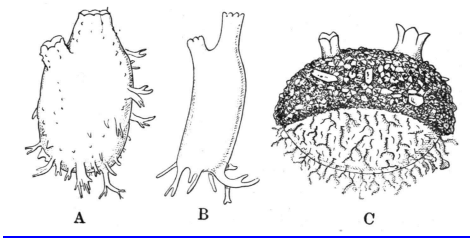


Рис. 40.- Три простых асцидии со спаивающимися сосудистыми отростками из теста (натуральный размер). **A**, *Ascidiella aspersa*, O. F. Müller; **B**, *Ciona intestinalis*, Linn.; **C**, *Molgula oculata*, Forb.

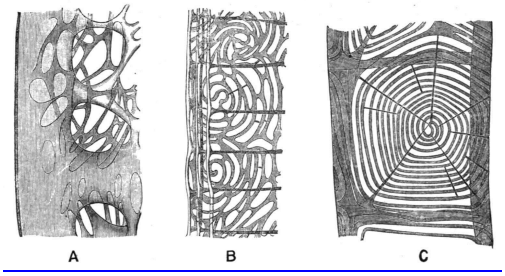


Рис. 41.—Жаберные мешочки Molgulidae с изогнутыми стигматами. **A**, *Аскопера гигантская*, Пастух; **B**, *Молгула грушевидная*, Пастух; **C**, *Eugyra kerguelenensis*, Пастух.

Семейство 4. Molgulidae.—Одиночные сидячие асцидии, иногда не фиксированные; жаберное отверстие шестилопастное, предсердное четырехлопастное. Тест обычно инкрустирован песком, который обычно прикрепляется к разветвленным волосовидным отросткам из теста (рис. 40, B). Жаберный мешок продольно свернут; стигматы более или менее изогнуты, обычно расположены спиралями (рис. 41); щупальца сложные. Главными родами являются —*Molgula*, Forbes (рис. 40, B), с отчетливыми складками в жаберном мешке (рис. 41, Б), и *Eugyra*, Ald. и Hanc., без отчетливых складок, а просто с широкими внутренними продольными полосами в жаберном мешке (рис. 41, B). У некоторых молгулид (род *Anurella*, Lacaze-Duthiers) эмбрион не превращается в хвостатую личинку, развитие происходит непосредственно, без метаморфоз (см. рис. 42, B). Вылупившийся эмбрион постепенно приобретает взрослое строение и никогда не проявляет черт, характерных для личинок асцидий, таких как мочеполовая хорда и срединные органы чувств. На рис. 42 показаны асцидииды (A), синтииды (B) и этот исключительный молгулид (C), тип личинок, а также три формы Сложных личинок асцидий: дистоматиды (D), ботриллиды (E) и диплосоматиды (F).

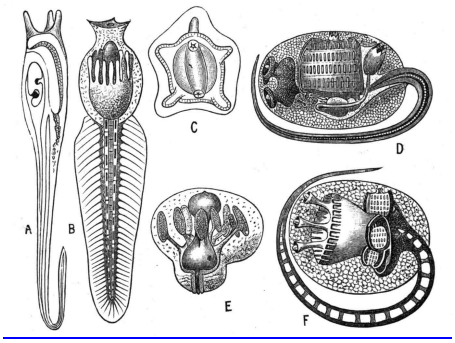


Рис. 42.—Личинки различных асцидий. **A**, *Ascidia mentula*, Linn.; **B**, *Polycarpa glomerata*, Ольха; **C**, *Anurella roscovita*, Лак.-Duth.; **D**, *Distaplia magnilarva*, Делла Валле; **E**, *Polycyclus renieri*, Lamk.; **F**, *Diplosomoides lacazii*, Лямблии. (В основном после Лахилла.)

У молгулид внутренности имеют характерное положение и внешний вид. Пищеварительный канал лежит на левой стороне жаберного мешка, а кишечник образует длинную узкую петлю, направленную в основном поперечно. Перикард и сердце находятся посередине правой стороны, а позади них расположен единственный мешковидный почечный орган без протоков, обычно занятый одним или несколькими конкрементами. Гонады в большинстве случаев находятся с обеих сторон тела, перед кишечником слева и перед сердцем справа; но у *евгиры* нет гонад с правой стороны, а у некоторых других форм гонада с левой стороны отсутствует. (О *олиготреме* см. стр. 111, примечание.)

Существует ряд британских молгулид, двумя наиболее распространенными из которых являются —*Molgula oculata*, Forbes, густо покрытые гравием или битыми раковинами и образующие яйцевидную массу величиной с грецкий орех; и *Eugyra glutinans*, Möller, меньшее по размеру, более шаровидное тело, размером с желудь, покрытое мелким песком, за исключением одного круглого участка у заднего конца, где просвечивает свинцово-серая проба. Оба этих вида добываются путем выемки грунта глубиной от 10 до 30 морских саженей и свободно залегают на дне. Довольно редкий прибрежный вид *Molgula citrina*, хэнкок, обитающий в некоторых частях нашего побережья (*например,* в заливе Ферт-оф-Форт, в Арране и Порт-Эрине), отличается тем, что в тесте нет песка и он прикреплен, как *асцидии*, обычно к нижней поверхности крупных камней во время отлива.

Специфические признаки и спинной бугорок.Основные моменты, по которым различаются различные роды и виды простых асцидий, — это детали жаберного мешка (см. рис. 22, 35, 36, 38 и 41), состояние щупалец (рис. 37), спинная пластинка или язычки и спинной бугорок, в дополнение к форме, окраске и другим внешним признакам.

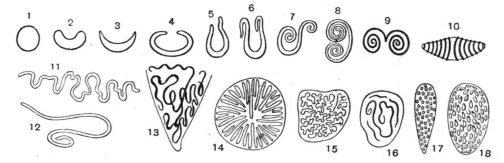


Рис. 43.- Различные формы спинного бугорка у простых асцидий. 1. *Грушевидная молгула*; 2. *Тесселлата*; 3. *Асцидия меридиональная*; 4. *Синтия формоза*; 5. *Синтия папиетенсис*; 6. *Асцидия челленджери*; 7. *Поликарпия тинкторная*; 8. *Синтия церебриформная*; 9. *Гигантская*аскоп*, Болтения туберкулезная*; 11. *Просвечивающая асцидия*; 12. *Culeolus*

moseleyi; 13. *Грушевидная асцидия*; 14. *Толстокожая асцидия*; 15. *Microcosmus draschii*; 16. *Стила этеридж*; 17. *Стила уайтлеггии*; 18. *Поликарпа аурата*. (Вслед за Хердманом.)

На рис. 43 показаны некоторые из наиболее примечательных форм спинного бугорка. Начиная с простого круглого отверстия (1), окруженного утолщенным реснитчатым кольцом, передняя граница вдавливается внутрь, образуя серповидную щель (2 и 3). Затем рога полумесяца удлиняются и могут быть загнуты внутрь (4 и 5) или наружу (6 и 7), и таким образом дают начало многим разновидностям подковы (таким как 6), возможно, самой распространенной форме спинного бугорка у простых асцидий. У многих синтиид центральная часть подковы остается маленькой, в то время как рожки становятся длинными и сильно закручиваются, образуя две выступающие спирали (8, 9, 10). В других исключительных формах изогнутая щель снова выпрямляется, становится волнистой (11), неправильно изогнутой (12 и 13), искусно загнутой (14 и 15) или разбитой на части (16), так что на месте первоначального единственного отверстия образуется несколько или даже большое количество (17 и 18) мелких отверстий.

Нельзя сказать, что какая-либо форма спинного бугорка характерна для любого из семейств или родов асцидий, и в случае некоторых видов этот орган подвержен большим индивидуальным вариациям; но все же у большинства видов обнаруживается характерная форма или внешний вид бугорка, который является полезным диагностическим признаком.

Подотряд 2. Сложные асцидии.

Неподвижные асцидии, размножающиеся путем геммирования с образованием колоний (рис. 44), в которых асцидиозоиды погружены в общую массу (рис. 45) и не имеют отдельных проб — отсюда "Synascidiae", название, которое они часто получают от иностранных авторов.

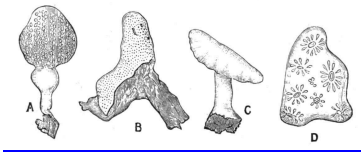


Рис. 44.—Колонии сложных асцидий (натуральный размер). **А**, *Колелла куойи*, Hrdn. Antarct.; **В**, *Leptoclinum neglectum*, Hrdn.; **С**, *Pharyngodictyon mirabile*, Hrdn. Южный океан; **Д.**, *Botryllus schlosseri*, Сав. Европа. (Вслед за Хердманом.)

Вероятно, это несколько искусственное скопление, образованное из тех двух или трех групп асцидий, которые образуют колонии, в которых асцидиозоиды настолько тесно объединены, что обладают общей тестовой или инвестирующей массой. Это единственный признак, который отличает их от Clavelinidae, но свойство размножения путем геммации отделяет их от остальных видов Ascidiae Simplices. В некоторых случаях отверстия предсердий нескольких соседних асцидиозоид соединяются, открываясь наружу общим отверстием клоаки (рис. 45, *см.*). Такие группы асцидиозоид колонии известны как "системы" или ценобии (см. рис. 44, D; также рис. 53, стр. 89).

Составные асцидии можно разделить на семь семейств, которые, по-видимому, подразделяются на две четко выраженные группы: (1) МЕРОСОМАТЫ, у которых сердце, пищеварительные и репродуктивные органы расположены позади жаберного мешка, образуя более или менее вытянутое тело, разделенное по крайней мере на две области (рис. 46, Б), а иногда и на три (рис. 46, В) — грудную клетку, брюшную полость и постбрюшную; и (2) ГОЛОСОМЫ, у которых тело жабры расположено позади жаберного мешка. асцидиозоид короткий, компактный и не разделен на участки (рис. 46, А). Последняя группа включает два семейства Botryllidae и Polystylelidae, которые совпадают как по строению, так и по наличию одинакового типа почкования и, вероятно, происходят от предковых Cynthiidae среди простых асцидий; в то время как Merosomata кажутся более близкими родственниками Clavelinidae.

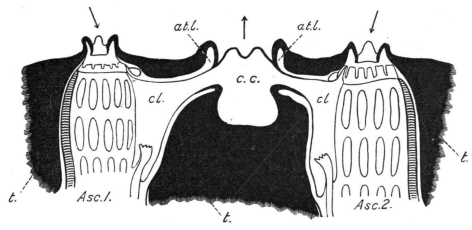


Рис. 45.- Вертикальный разрез небольшой части сложной колонии асцидий. *Asc*. 1 и *Asc*. 2, части двух асцидиозоид, клоаки которых (*cl*) открываются в общую клоакальную полость (*cc*) колонии; *at.l*, доли предсердий; *t*, *t*, *t*, общий тест колонии. Строение задних частей асцидиозоид зависит от семейства (см. рис. 46). Стрелками показано направление водных потоков.

Геммация происходит у Сложных асцидий различными способами, иногда сильно различаясь в деталях у близкородственных форм. Однако существует два основных типа окулировки, к тому или иному из которых можно отнести большинство описанных методов. Это:—

1. Столониальный, или "эпикардиальный" тип — наблюдается у меросомат, обычно у Distomatidae и Polyclinidae, и сопоставим с геммацией у Clavelinidae, Pyrosomatidae и Thaliacea за пределами этой группы.

2. Теменной, или "перибранхиальный" тип — наблюдается у голосомат, обычно у Botryllidae.

Замечательный процесс геммирования, наблюдаемый в семействах Didemnidae и Diplosomatidae, когда почка возникает по крайней мере из двух зачатков, один из которых столониальный или эпикардиальный по происхождению, а другой образован одним или несколькими выростами пищевода или кишечника, был назван "энтероэпикардиальным", но его, вероятно, можно рассматривать как модификацию столониального типа.

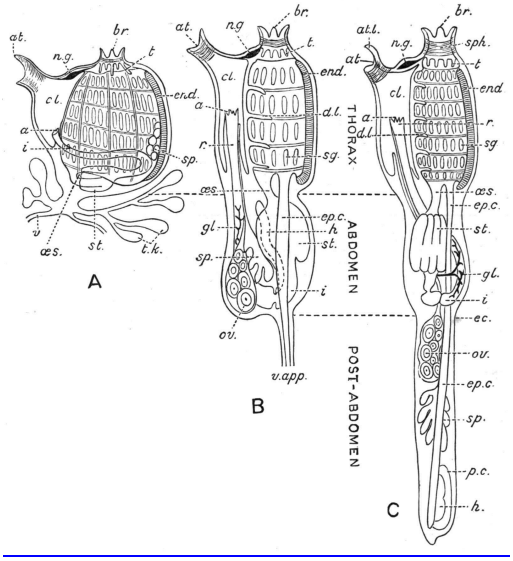


Рис. 46.—**A**, Асцидиозооид из колонии ботриллид; **B**, асцидиозооид из колонии Дистомид; **C**, асцидиозоид из колонии поликлинид. *a*, задний проход; *at*, отверстие предсердия; *at.l*, язычок предсердия; *br*, жаберное отверстие; *cl*, клоака; *d.l*, дорсальный язычок; *ec*, эктодерма; *конец*, эндостиль; *ep.c*, эпикардиальная трубка; *gl*, кишечная железа; *h*, сердце; *i*, кишечник; *n .g*, нервный узел; *oes*, пищевод; *ov*, яичник; *p.c*, перикард; *r*, прямая кишка; *sg*, стигматы жаберного мешка; *sp*, семенные мешочки; *sph*, сфинктер; *st*, желудок; *t*, щупальце; *t.k*, концевые ампулы исследуемые сосуды; *v*, колониальные сосуды; *v.app*, "сосудистый придаток" (столон).

Заметные различия во внешнем виде колоний сложных асцидий в значительной степени обусловлены способами почкования; и даже у колоний столониального типа, где почкование практически одинаково по сути, результаты могут сильно отличаться по внешнему виду, в зависимости от того, что почки образуются на коротком столоне, близком к материнскому телу, или на конце заднего брюшка (как у Polyclinidae), или на длинной эпикардиальной трубке (как у *Colella*, рис. 47), которая может простираться на несколько дюймов. от асцидиозоида. Заднебрюшную часть Polyclinidae можно рассматривать как столон, пронизанный гонадами и сердцем (см. Рис. 46, B) и пересекаемый эпикардом в форме уплощенной трубки, отделяющей дорсальный кровеносный синус, содержащий гонады, от вентрального синуса, который имеет только один конец сужающегося перикарда.

Все это отделяется от брюшка, образуя почки, при этом сердце на конце рассасывается, а новое формируется из переднего конца перикарда.

Эпикард, который снабжает энтодермальным элементом каждую почку, был впервые описан Э. ван Бенеденом и Джулином в "оболочке *клавелины*",[99] как структура, участвующая в формировании перикарда и сердца — отсюда и его неудачное название. У личинки он растет в обратном направлении, от задней стенки жаберного мешка, близко к эндостилю, в виде трубки, которая обычно делится на две боковые ветви, которые в конечном итоге снова соединяются, образуя единую трубчатую уплощенную перегородку столона у Polyclinidae, Distomatidae, Clavelinidae и др. У некоторых сложных асцидий эпикард изначально представляет собой две отдельные боковые трубки, которые отходят от внутреннего пузырька эмбриона (позже жаберного мешка). Они соединяются в задней части брюшка, образуя уплощенную трубку, которая, в свою очередь, образует внутренний пузырь будущих почек, и таким образом энтодермальный элемент передается из поколения в поколение. В дополнение к эпикарду столон содержит также продолжение родительского яичника или, по крайней мере, цепочку мигрирующих зародышевых клеток, так что репродуктивные элементы также передаются дальше.

Из недавних исследований Хьорта, Риттера, Лефевра,[100] и других ясно, что развитие зародыша (бластозооида) и эмбриона (оозооида) не происходит по параллельным линиям. Очевидно, что невозможно согласовать факты образования зародышей с теорией зародышевого слоя; и попытки объяснить почкование у асцидий исключительно как процесс регенерации, посредством которого органы родительницы или их зародышевые листки дают начало соответствующим органам в зародыше, во многих случаях потерпели неудачу.

Зачаток почки в типичных случаях состоит из двух пузырьков, внешнего, происходящего из эктодермы родительского и заключающего свободные клетки крови (мезодермальные) между его стенкой и стенкой внутреннего пузырька, который обычно имеет энтодермальное происхождение, но у Botryllidae происходит из перибранхиального мешка, эктодермальной структуры. Внутренний пузырек, полученный в обоих случаях из разных зародышевых листков, образует одни и те же органы зародыша, и эти органы у личинки могут иметь совершенно различное происхождение. Более того, свободные клетки крови могут играть в зародыше очень важную роль и давать начало (*Perophora*) таким важным системам, как перикард и сердце, нервная трубка и ганглии, гонады и их протоки, некоторые из которых имеют эктодермальное, а другие - энтодермальное происхождение у личинки.

В некоторых случаях преждевременного распускания почек (ускорение бластогенеза) молодые почки начинают появляться на стадии хвостатой личинки. Личинка может даже содержать первый бластозооид (зародыш) с жаберным мешком размером с оозоид (полученный из яйца); а у Diplosomatidae личинка (см. рис. 42, F), когда она оседает, может быть уже небольшой колонией из трех молодых асцидиозоид.

Личинки большинства сложных асцидий вместо прикрепляющихся сосочков имеют несколько или даже значительное количество эктодермальных трубочек или продолжений от тела (см. рис. 42, E и F) в окружающую пробу. Они, по-видимому, помогают в формировании общего теста молодой колонии, который разрастается и прилипает к посторонним предметам.

Существует много нарушений в личиночном развитии Сложных асцидий из-за очень разного количества пищи-желтка, присутствующего в яйцеклетках у разных родов. В некоторых случаях наблюдается даже диморфизм, когда в одной колонии обнаруживаются две формы личинок.

Сложные асцидии - одни из самых разнообразных и блестящих сидячих животных, которых можно увидеть во время отлива на нашем собственном и большинстве других побережий. Некоторые из них черешковые и образуют булавовидные или шишковидные выросты. Другие снова образуют плоские студенистые наросты, прикрепленные к водорослям или камням, и симметрично отмечены яркими цветными пятнами в виде кругов, извилистых линий или звездообразных узоров. В таких колониях каждое цветное пятно или луч звезды представляет асцидиозоида или члена колонии, что эквивалентно всему животному в случае одиночной Простой асцидии.

Группа A. *МЕРОСОМАТЫ*.

Внутренние органы кзади от жаберного мешка; почкование столониальное.

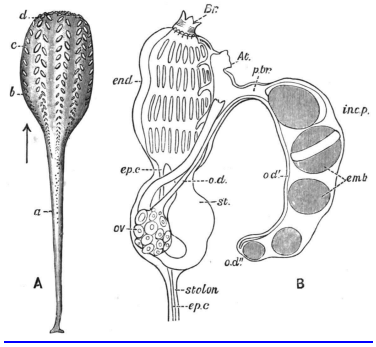


Рис. 47.—**A**, Колония *Colella pedunculata*, Q. и G., nat. размер: *a*, зона бутонов; *b*, зона молодых асцидиозоид; *c*, зона размножающихся взрослых особей; *d*, старые разлагающиеся взрослые особи и инкубационные мешки с личинками. **B**, Асцидиозоид, с увеличенным инкубационным мешком: *At*, отверстие предсердия; *Br*, жаберное отверстие; *emb*, эмбрионы; *конец*, эндостиль; *ep.c*, эпикард; *inc.p*, инкубационный мешок; *od*, яйцевод; *od'*, его продолжение в *inc.p*; *od"* его окончание на конце *inc.p*; *ov*, яичник ; *p.br*, перибранхиальное отверстие *inc.p*; *st*, желудок.

Семейство 1. Distomatidae.—Асцидиозоиды разделены на две области: грудную клетку, содержащую жаберный мешок, и брюшко с оставшимися внутренними органами (рис. 47, Б); семенников много; семявыносящий проток не свернут спирально. Главные роды —*Distoma*, Gaertner, с некоторыми британскими видами; *Chondrostachys*, Macdonald, *Cystodytes*, v.

Drasche, с известковыми пластинчатыми спикулами в тесте (рис. 50, А); *Distaplia*, Della Valle и *Colella*, Herdman, образующие колонию на ножке (рис. 47, А), в которой обитают асцидиозоиды (рис. 47, Б). снабжен большими инкубационными мешочками, открывающимися из перибранхиальной полости, но также соединенными, как недавно показал Бэнкрофт[101], с концом яйцевода (см. рис. 47, Б). В этих мешочках эмбрионы проходят свое развитие и освобождаются в результате распада верхушки колонии. Столоны переходят от асцидиозоидов в верхней части колонии вниз, в стебель, и там образуются почки, которые постепенно поднимаются к верхушке стебля, где они занимают свои места в качестве молодых асцидиозоидов. В верхней части колонии старые асцидиозоиды отмирают и удаляются (см. рис. 47, А). Кауллери показал, что у этого рода может наблюдаться диморфизм в почках, некоторые из них расположены глубоко в стебле, имея большое количество резервных пищевых веществ в своей эктодерме, и остаются в состоянии покоя до тех пор, пока не потребуется регенерировать "головку" или верхнюю часть колонии, когда она будет потеряна. Этот род стал известен благодаря экспедиции "Челленджер". Виды в основном тропические или из южных морей.

Семейство 2. Coelocormidae.—Колония нефиксированная, имеющая большую осевую полость с концевым отверстием. Жаберные отверстия пятилопастные. Сюда входит один вид, *Coelocormus huxleyi*, Herdman, который в некоторых отношениях является переходной формой между обычными сложными асцидиями (*например,* Distomatidae) и асцидиями Luciae (*Pyrosoma*, см. стр. 90).

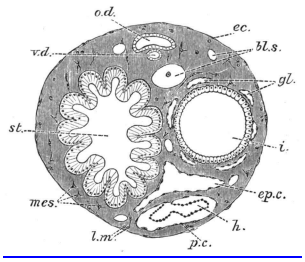


Рис. 48.— Поперечный разрез брюшка дистомида. *bl.s*, Кровеносный синус; *ec*, эктодерма; *ep.c*, эпикард; *gl*, кишечные железы; *h*, сердце; *i*, кишечник; *l.m*, продольные мышцы; *mes*, мезодерма; *o.d*, яйцевод; *p.c*, перикард; *st*, желудок; *v.d*, семявыносящий проток. (В честь Зеелигера.)

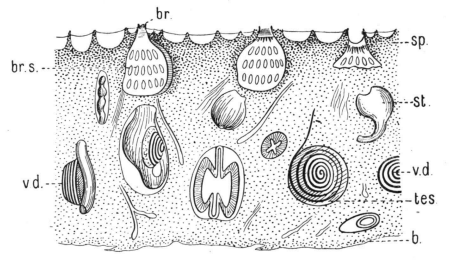


Рис. 49.— Срез колонии *Leptoclinum*, показывающий распределение спикул и частей асцидиозоид. *b* - основание колонии; *br* - жаберное отверстие; *br.s*- жаберный мешок; *sp*- спикулы; *st* - желудок; *tes*- семенник; *v.d*- семявыносящий проток.

Семья 3. Didemnidae.—Колония, обычно тонкая и покрытая коркой. Тест, содержащий звездчатые известковые спикулы (рис. 49 и 50, Б). Яичко одиночное, большое;

семявыносящий проток спирально свернут (рис. 49). Главными родами являются — *Didemnum*, Savigny, у которых колония толстая и мясистая, а стигматов всего три ряда с каждой стороны жаберного мешка; и *Leptoclinum*, Milne-Edwards, у которых колония тонкая и покрывающаяся коркой (рис. 49), а стигматов всего четыре ряда. Колонии *Leptoclinum*, образующие тонкие белые, серые или желтые корочки под камнями при низкой воде, являются одними из самых распространенных британских сложных асцидий.

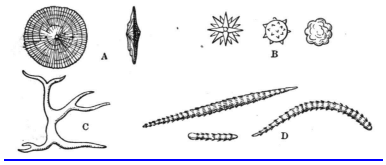


Рис. 50.— Известковые спикулы Туники, увеличенные. A, из *цистодитов*; B, из *лептоклина*; C, из *кулеолуса*; D, из *рабдоцинии*.

Семейство. 4. Diplosomatidae.— Тест с уменьшенным количеством (рис. 51), редко содержащий спикулы. Семявыносящий проток не свернут по спирали. У *Diplosoma*, Macdonald и других родственных родов (рис. 51) личинка является гемипородящей (рис. 42, F). Некоторые виды являются обычными британскими формами, особенно на зарослях *зостеры*и среди морских водорослей.

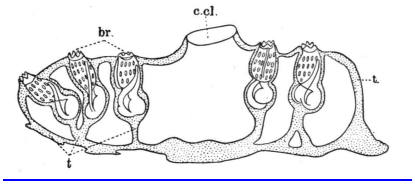


Рис. 51.— Срез колонии *диплосомы* (увеличенный), чтобы показать небольшое количество присутствующего теста. *br*, Жаберное отверстие; *c.cl*, обычная клоака; *t*, тест.

Семья. 5. Поликлиники.—Асцидиозоиды разделены на три области — грудную клетку, брюшко и постбрюшную (рис. 46, B). Семенники многочисленные; семявыносящий проток не свернут спиралью. Основными родами являются—*Pharyngodictyon*, Herdman, с отсутствующими или измененными стигматами, содержащий один вид, *Ph . mirabile* (рис. 44, B), единственное сложное асцидиальное, известное с глубины 1000 морских саженей; *Polyclinum*, Савиньи, с гладкостенным желудком (рис. 52, A); *Aplidium*, Савиньи, с продольно складчатой стенкой желудка (рис. 52, Б); *Morchellium*, Giard, с "ареолированным" желудком (рис. 52, D), имеющим бугорки снаружи; и *Amaroucium*, Milne-Edwards, у которого асцидиозоида имеет длинную заднюю часть брюшка и большой предсердный язычок, и где на стенке желудка видны продольные гребни, переходящие в бугорки (псевдареолированный, рис. 52, C). Последние четыре рода содержат много распространенных британских видов.

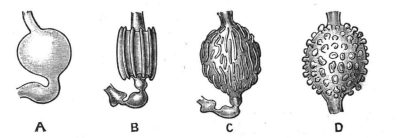


Рис. 52.- Различные состояния желудка в поликлиниках. **A**, *Поликлиника молле*, Хердман; **B**, *Aplidium zostericola*, лямблии; **C**, *Amaroucium proliferum*, М.-ред.; **D**, *Morchellium argus*, М.-Ред.

Многие сложные асцидии отмирают зимой; но среди Polyclinidae, как у *Clavelina*, обнаружена форма зимней спячки, старые асцидиозоиды отмирают, но некоторые почки в базальной части колонии накапливают большой запас резервного материала в своей эктодерме и находятся в состоянии покоя до весны, когда они восстанавливают колонию.

Группа B. *ГОЛОСОМАТЫ*.

Тело короткое, компактное, с внутренними органами сбоку от жаберного мешка; почкование теменное

Семейство 6. Botryllidae.—Асцидиозоиды, группирующиеся системами вокруг общих отверстий клоаки (рис. 53). Асцидиозоиды, имеющие кишечник и репродуктивные органы сбоку от жаберного мешка (рис. 46, A, стр. 82). В жаберном мешке присутствуют дорсальная пластинка и внутренние продольные стержни. Нервная железа, как у Cynthiidae, расположена дорсально по отношению к ганглию вместо вентральной, как у большинства Tunicata. Основными родами являются—*Botryllus*, Gaertn. и Pall с простыми звездчатыми системами (рис. 53), и *Botrylloides*, Milne-Edwards, с удлиненными или разветвленными системами. Существует множество видов обоих этих родов, которые образуют ярко окрашенные мясистые корки под камнями и на морских водорослях во время отлива. Они являются одними из самых распространенных и красивых британских асцидий. Оба рода содержат виды, примечательные богатым количеством эктодермальных "сосудов", которые разветвляются и соединяются в колониальном тесте. На краях колонии эти сосуды заканчиваются бугорковидными расширениями, ампулами (рис. 46, A, *т.к.*), которые, по словам Бэнкрофта, ритмично пульсируют и таким образом помогают поддерживать колониальную циркуляцию. Они также являются резервуарами для хранения крови, несомненно, помогают в дыхании и являются органами для выделения тест-матрицы.

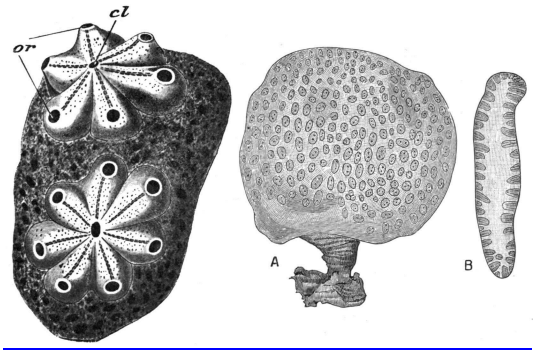


Рис. 53.— Две "системы" из колонии *Botryllus violaceus*, M.-Edw. *cl*, Общая клоака системы; *или*увеличенные жаберные отверстия асцидиозоид. (В честь Х. Милна-Эдвардса.)

Рис. 54.—*Плацента Goodsiria*, Хердман. **A**, колония (наполовину нац. размер); **B**, раздел колонии, показывающий асцидиозоидов. (После Хердмана, из *отчетов "Челленджера"*.)

Семейство 7. Polystylidae.—Асцидиозоиды, не сгруппированные в системы; жаберные и предсердные отверстия четырехлопастные; жаберный мешок может быть сложен; присутствуют внутренние продольные перекладины. Главными родами являются — *Thylacium*, Carus, с асцидиозоидами, выступающими над общей поверхностью колонии; *Goodsiria*, Cunningham, с асцидиозоидами, полностью погруженными в массу вложения (рис. 54); и *Chorizocormus*, Herdman, с асцидиозоидами, объединенными в небольшие группы, соединенные столонами. Последний род содержит один вид, *Ch. reticulatus*, в некоторых отношениях переходную форму между другими Polystylidae и Stylinae среди простых асцидий.

Почкование у Holosomata— У Polystylidae, согласно Риттеру,[102] почкование того же типа, что и у Botryllidae, почка возникает в каждом случае из боковой стенки родительского тела.

У *Botryllus*[103] оозооид, образовавшийся из личинки, дает начало в очень ранний период первому бластозооиду будущей колонии. Затем он образует две почки второго поколения по бокам (см. Рис. 55), а они, в свою очередь, образуют третье, а эти - четвертое поколение, в котором, таким образом, насчитывается восемь бластозооидов; и так процесс продолжается, почки каждого поколения располагаются по кругу, образуя систему. По мере появления каждого нового поколения предыдущее подвергается вырождению и в конце концов поглощается. Следовательно, в системе обычно можно увидеть, помимо взрослых особей, некоторые более старые особи, находящиеся на различных стадиях дегенерации и удаления, и некоторые более молодые особи, возникающие в виде почек по бокам своих предшественников или только что отделившиеся от них и готовые занять свое место в системе в качестве молодых асцидиозоид. Таким образом, в системе обычно наблюдаются три различных поколения. Время от времени одна или две молодые асцидиозоиды вытесняются давлением своих соседей из системы в окружающую среду и таким образом дают начало новым системам, которые увеличивают размеры колонии.

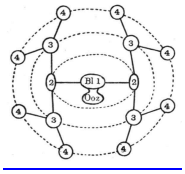


Рис. 55.—Диаграмма, иллюстрирующая почкование и формирование системы у *ботриллуса*. *Ил*; оозоид; *Bl* 1, первый бластозоид; 2, 2 и т.д., последующие поколения почек.

Подотряд 3. Лучезарные асцидии.

Свободно плавающие пелагические колонии, имеющие форму полого цилиндра, закрытого с одного конца (рис. 56). Асцидиозоиды, образующие колонию, внедряются в общий тест таким образом, что жаберные отверстия открываются на внешней поверхности, а предсердные отверстия - на внутренней поверхности рядом с центральной полостью колонии. Они располагаются брюшными поверхностями к закрытому концу (рис. 56, B). Первые асцидиозоиды колонии образуются путем геммации из столонического продолжения несовершенного оозооида или рудиментарной личинки ("циатозооид"),

развившегося половым путем. Последующие асцидиозоиды образуются из них в виде почек на вентральном столоне.

Этот подотряд включает единственное семейство, PYROSOMATIDAE, содержащее один хорошо обозначенный род *Pyrosoma*, Péron, насчитывающий около шести видов. Они плавают у поверхности моря, главным образом в тропических широтах, и ярко фосфоресцируют. Полностью развитая колония *пиросом* может достигать от одного-двух дюймов до двенадцати футов в длину.

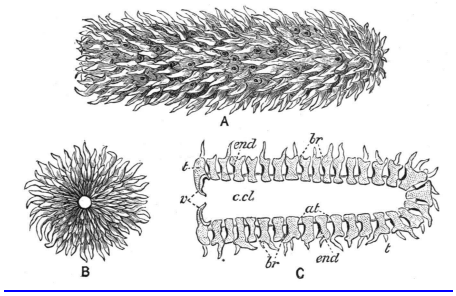


Рис. 56.—*Пиросома*. **A**, вид сбоку (натуральный размер); **B**, вид с торца; **C**, схема продольного сечения. *at*, отверстия предсердий; *br*, отверстия жабр; *c.cl*, обычная клоака; *конец*, эндостиль; *t*, тест; *v*, слизистая оболочка или диафрагма при терминальном открытии.

Колония.—Форма колонии показана на рис. 56, A. Она слегка сужается к закрытому концу, который закруглен. Отверстие на противоположном конце может быть уменьшено в размере (см. B и C) из-за наличия мембранозного продолжения общего теста, которое может сокращаться или расширяться с помощью мышечных волокон, которые оно получает от предсердных сифонов соседних зооидных артерий. Жаберные отверстия асцидиозоид в основном расположены на коротких (в некоторых случаях более длинных) сосочках, выступающих с общей поверхности, и многие из асцидиозоид имеют длинные конические отростки теста, выступающие наружу за пределы их жаберных отверстий (рис. 57, *m'*). В стенке колонии *Pyrosoma* имеется только один слой взрослых асцидиозоид, поскольку все полностью развитые асцидиозоиды расположены переднезадними осями под прямым углом к поверхности и сообщаются своими предсердными отверстиями с центральной полостью (рис. 56, B). Их дорсальная поверхность обращена к открытому концу колонии, и почки отходят от их вентральных краев (рис. 57).

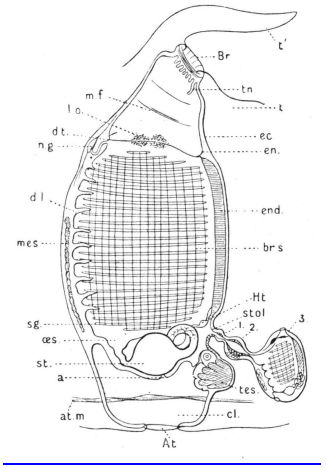


Рис. 57.—Асцидиозоид *пиросомы* с правой стороны. *a*, задний проход; *At*, отверстие предсердия; *at.m*, мышцы предсердия; *Br*, жаберное отверстие; *br.s*, жаберный мешок; *cl*, клоака; *d.l*, дорсальная пластинка; *d.t*, дорсальный бугорок; *ec*, эктодерма; *en*, энтодерма; *конец*, эндостиль; *Ht*, сердце; *l.o*, светящийся орган; *mes*, масса клеток мезодермы; *m.f*, мышечное волокно; *n.g.*, нервный узел; *oes*, пищевод; *sg*, стигматы; *st*, желудок; *stol*, столон; *t*, тест; *t'*, проекция теста вблизи жаберного отверстия; *яичко*, семенник; *tn*, щупальце; 1, 2, 3, почки.

Анатомия.—Наиболее важные точки в строении асцидиозоида *Pyrosoma* показаны на рис. 57. Круг из щупалец, одно из которых, расположенное вентрально (*tn*), больше остальных, находится сразу внутри круглого жаберного отверстия. От этой точки широкая полость с несколькими расположенными по кругу мышечными тяжами, проходящими по ее стенкам, ведет обратно к большому жаберному мешку (*грудная клетка*), который занимает большую часть тела. Крупные стигматы вытянуты в поперечном направлении (дорсо-вентрально) и пересечены внутренними продольными перекладинами, идущими передне-кзади. Спинная пластинка представлена серией из восьми или десяти язычков. Нервный узел (на котором расположен небольшой пигментированный орган чувств, непарный "глаз"), нервная железа, дорсальный бугорок, перифарингеальные полосы и эндостиль располагаются в обычных положениях. С каждой стороны переднего конца жаберного мешка, близко к перифарингеальным полосам, находится масса округлых мезодермальных железистых клеток (*l.o*), которые являются источником фосфоресценции. По-видимому, это модифицированные лейкоциты, находящиеся в кровеносных синусах. Пищеварительный канал расположен кзади от жаберного мешка, а задний проход открывается в большую перибранхиальную или предсердную полость, из которых только средняя задняя часть (*cl*) показана на рис. 57. Сердце (*Ht*) находится между задним концом жаберного мешка и кишечником, близко к тому месту, где эндостиль расширяется наружу, образуя внутреннюю трубку вентрального столона. Репродуктивные органы развиваются из тяжа зародышевой ткани, которая образует часть каждого распускающегося столона и, таким образом, устанавливает преемственность происхождения между яйцеклетками последующих поколений *пиросомы*. На вентральном краю тела, сразу за столоном, часть которого является непрерывной, часть этой зародышевой ткани дает начало дольчатому семеннику (*tes*) и единственной яйцеклетке, окруженной индифферентными клетками или фолликулами.

Развитие и история жизни.—Развитие происходит внутри тела родителя, в части околобрюшной полости. Это "прямое" развитие, хвостатая личиночная стадия опущена.

Сегментация неполная или "меробластическая", и на поверхности пищевой массы-желтка - образуется удлиненный зародыш. Фолликулярные клетки, или калиммоциты, мигрируют в эмбрион, где они помогают в его питании. Эмбрион (или молодой оозооид),[104] после формирования пищеварительной полости, трубчатой нервной системы и пары расположенных сбоку предсердных трубок, делится на переднюю и заднюю части (см. рис. 58). Передняя и вентральная части, или столон, затем разделяются на четыре части (тетразооиды или первые бластозооиды),[104] которые впоследствии развиваются в первые асцидиозоиды колонии, в то время как задняя часть остается в зачаточном состоянии и представляет собой то, что Хаксли назвал "циатозооидом" (рис. 58, *сай*). На самом деле это дегенеративный оозооид, который в конечном итоге атрофируется, не завершив свое развитие, но преждевременно дав начало зарождающемуся столону.

По мере увеличения размеров четырех асцидиозоид они разрастаются вокруг циатозоида и вскоре окружают его (рис. 58, Б). В этом состоянии молодая колония покидает тело родителя и становится свободной. Циатозооид поглощает питательный желток, на котором он лежит, и распределяет его среди асцидиозоид с помощью сердца и системы сосудов, которые тем временем сформировались. Когда циатозооид атрофируется и рассасывается, его первоначальное предсердное отверстие остается и углубляется, превращаясь в центральную полость[105] молодой колонии, которая теперь состоит из четырех асцидиозоид, расположенных кольцом вокруг того места, где был циатозооид, и окруженных общим тестом. Тест сначала формируется клетками эктодермы циатозооидов. Позже в него обычным образом проникают клетки мезобластов асцидиозоид. Колония постепенно увеличивается за счет образования почек у этих четырех первоначальных асцидиозоид. У некоторых видов молодая колония сначала является мужской и становится гермафродитной только тогда, когда достигает определенного размера.

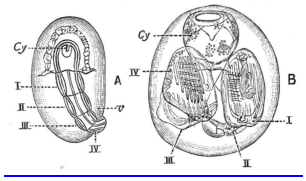


Рис. 58.Развитие колонии *пирозомы*. **А**, молодая стадия, проявляющаяся оозооидом или циатозооидом, *су*, со столоном, разделенным на четыре бластозооида (I.-IV.): *v*, желточник. **В**, более старая стадия, на которой показаны четыре бластозооида кольцом вокруг остатков циатозооида. (В честь Саленского.)

Возникновение.— Полдюжины известных видов *Pyrosoma* широко распространены по великим океанам, хотя, вероятно, наиболее многочисленны в тропических водах. *Pyrosoma atlanticum*, Перон, и *P. giganteum*, Лесуэр, являются наиболее распространенными формами. Хотя иногда они встречаются в изобилии в Средиземном море и Северной Атлантике, они, по-видимому, не были обнаружены в британских морях. *P. elegans*, Лесуэр, является средиземноморской формой, родственной двум последним; а *P. minatum* и *P. aherniosum*, Зелигер, были обнаружены во время немецкой экспедиции по изучению планктона в тропической Атлантике. Наконец, огромный *P. spinosum*, Хердман, был обнаружен "Челленджером" как в Северной, так и в Южной Атлантике в 1873 году; и несколькими годами позже (*P. excelsior* Перье) французской экспедицией "Талисман" в тропической Атлантике. Покойный профессор Мозли сказал об этом ("Претенденте") виде: "Я написал свое имя пальцем на поверхности гигантской *пиросомы*, когда она ночью лежала на палубе в

ванне, и через несколько секунд мое имя вспыхнуло огненными буквами". Боннье и Перес недавно зафиксировали, что они видели огромное количество крупной *пиросомы* (до четырех метров в длину) в аравийской части Индийского океана.

Порядок III. Талиацеи (сальпиевые).

Свободно плавающие пелагические формы среднего размера, которые могут быть как простыми, так и сложными, и у которых взрослая особь никогда не снабжена хвостом или хордой. Следовательно, все тело здесь соответствует туловищу только аппендикулярия без хвоста. Тест постоянный и может быть либо хорошо развитым, либо очень слабым. Во всех случаях он четкий и прозрачен. Мускулатура стенки тела имеет форму более или менее полных кольцевых полос, при сокращении которых вода выбрасывается из тела и таким образом осуществляется передвижение. Жаберный мешок имеет либо два больших, либо множество маленьких стигмата, ведущих к единственной околобранхиальной полости, в которую также открывается задний проход. Бластогенез происходит из вентрального эндостилярного столона. Смена поколений происходит в истории жизни и может быть осложнена полиморфизмом. Отряд Thaliacea состоит из двух групп: CYCLOMYARIA (такие как *Doliolum*) и HEMIMYARIA (такие как *Salpa*).

Подотряд 1. Cyclomyaria.

Свободно плавающие пелагические формы, которые демонстрируют смену поколений в своей истории жизни, но никогда не образуют постоянных колоний. Тело бочкообразное, с жаберным и предсердным отверстиями на противоположных концах. Тест умеренно хорошо развит, никогда не бывает сильно утолщенным. Мускулатура в основном представлена в виде полных кольцевых полос, окружающих тело. Жаберный мешок довольно большой, занимает переднюю половину или больше тела. Стигматы обычно присутствуют только в его задней части. Перибранхиальная полость в основном расположена кзади от жаберного мешка. Пищеварительный канал расположен вентрально, близко к заднему концу жаберного мешка. Репродуктивные органы гермафродитов расположены вентрально, рядом с кишечником.

Эта группа четко отличается от второго подотряда, гемимярий, состоянием мышечных волокон и жаберного мешка, а также историей жизни. Мышечные полосы представляют собой законченные кольца (за исключением *анчиний*), в то время как у гемимярий они всегда более или менее неполные. Жаберный мешок у цикломярии представляет собой отдельную полость и сообщается с околобранхиальной полостью только небольшими щелями или стигматами. История жизни также очень характерна, поскольку половое размножение у цикломярий всегда полиморфно, в то время как у гемимярий оно состоит только из одной формы.

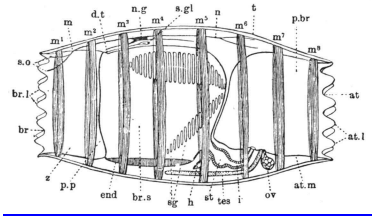


Рис. 59.—Половое размножение *Doliolum tritonis*, Хердман, слева, × 10. *y*, отверстие предсердия; *y.l*, доли предсердия; *y.m*, стенка предсердия; *br*, жаберное отверстие; *br.l*, жаберные доли; *br.s*, жаберный мешок; *d.t*, спинной бугорок; *конец*, эндостиль; *h*, сердце; *i*, кишечник; *m*, мантия; m^1-m^8, кольцевые мышечные пучки; *n*, нерв; *н.g*, нервный узел; *ov*, яичник; *p.br*, перибранхиальная полость; *p.p*, перифарингеальные полосы; *sg*, стигматы; *s.gl*, нервная железа; *s.o*, орган чувств; *st*, желудок; *t*, тест; *яичко*, семенник; *z*, предбрюшинная зона. (Вслед за Хердманом.)

Структура долиолума.—Единое семейство DOLIOLIDAE включает три рода: *Doliolum*, Quoy и Gaimard, *Dolchinia*, Korotneff и *Anchinia*, Eschscholtz. *Doliolum*, которого известно около дюжины видов из разных морей, имеет бочкообразное тело (рис. 59), обычно от 1 до 2 см в длину. Конечные жаберные и предсердные отверстия имеют форму долей, а доли снабжены органами чувств. Тест представляет собой тонкий, но прочный прозрачный слой и не содержит "тестовых" клеток. Это всего лишь кутикула, покрывающая поверхность плоской эктодермы. Стенка тела имеет восемь или девять кольцевых мышечных полос, окружающих тело. Самые передние и задние из них образуют жаберный и предсердный сфинктеры. Широкие жаберное и предсердное отверстия ведут соответственно в жаберную и перибранхиальную полости, разделенные задней и заднебоковой стенками жаберного мешка, которые пронизаны значительным количеством маленьких стигматов; следовательно, имеется свободный проход для воды через тело вдоль его длинной оси, и животное плавает, сокращая свои кольцевидные мышцы, чтобы вытеснить содержащуюся в них воду кзади. При обнаружении стигматов на боковых стенках жаберного мешка (см. рис. 59) имеются соответствующие направленные кпереди дивертикулы перибранхиальной полости. На вентральном краю жаберного мешка имеется отчетливый эндостиль и перифарингеальная полоса, окружающая его передний конец, но вдоль его дорсального края нет представителя дорсальной пластинки; и нет ни жаберных, ни предсердных щупалец. Пищевод начинается скорее на вентральном краю заднего конца жаберного мешка и проходит назад, открываясь в желудок, за которым следует изогнутая кишка, открывающаяся в перибранхиальную полость. Пищеварительный канал в целом находится справа от средней линии. Репродуктивные органы гермафродитов находятся слева от средней линии рядом с пищеварительным каналом. Они открываются в перибранхиальную полость. Яичник почти сферический, в то время как семенник удлиненный и может продолжаться кпереди на большое расстояние. Сердце располагается по средней линии вентрально, между задним концом эндостиля и отверстием пищевода. Нервный узел расположен примерно в середине спинного края тела и отходит от множества нервов. Под ним расположена нервная железа, проток которой проходит вперед и открывается в передний конец жаберного мешка простым отверстием, окруженным спирально закрученными дорсальными концами перифарингеальных полос.

Историяжизни.—Яйцеклетки, продуцируемые *долиолумом* полового поколения, после полной или "голобластической" сегментации и нормальной инвагинации дают хвостатых личинок с относительно небольшим хвостовым придатком и крупным телом, в котором начинает проявляться характерная мускулатура (рис. 60, А). Эти личинки после

метаморфоза теряют хвосты и развиваются в оозооиды, известные как "медсестры", которые бесполы и характеризуются (рис. 60, Б) наличием девяти мышечных полос, небольшим количеством стигматов, ограниченных задним концом жаберного мешка, отоцистой на левой стороне тела, вентрально расположенным сложным столоном или "розеточным органом" возле сердца, из которого при сжатии образуются первичные почки, и спинным вырост ("кадофор") у заднего конца тела. Почки (бластозоиды) в конечном итоге, после дальнейшего деления, дают начало половому поколению, которое является полиморфным и имеет три различные формы, в двух из которых репродуктивные органы остаются неразвитыми.

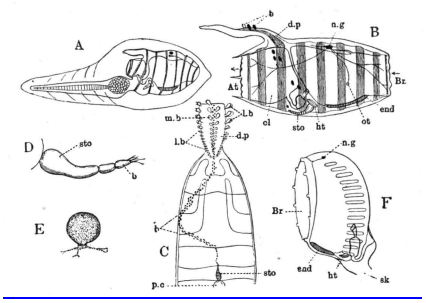


Рис. 60.—История жизни *Doliolum*. **A**, стадия личинки с хвостом; **B**, "кормилица" или оозооид, на котором видны почки (бластозооиды), мигрирующие от вентрального столона к спинному отростку; **C**, задняя часть гораздо более позднего оозооида, на котором видны почки, расположенные в три ряда на спинном отростке; **D**, сегментация столона; **E**, молодая мигрирующая почка; **F**, трофозооид, развившийся из одной из почек бокового ряда. *At*, отверстие предсердия; *b*, почки; *Br*, жаберное отверстие; *cl*, клоака; *d.p*, спинной отросток; *конец*, эндостиль; *ht*, сердце; *l.b*, боковые почки; *m.b*, срединные почки; *n.g.*, нервный узел; *ot*, отоциста; *p.c*, перикард; *sk*, ножка; *sto*, столон. (После Ульянина и Барруа.)

Первичные почки отслаиваются, когда они еще очень молоды и неразвиты (рис. 60, D, B и E); они мигрируют из места своего происхождения на столоне по поверхности (с помощью крупных амебоидных тестовых клеток, которые прикрепляются к почкам) (рис. 60, B), размножаются путем деления и прикрепляются (опять же с помощью амебоидных тестовых клеток и клеток эктодермы, которые образуют небольшую "плаценту") в три ряда - срединный и два боковых - к спинному выросту (Рис. 60, B) изображение тела медсестры. Эта родительская форма к этому времени сильно видоизменилась, и ее структура в значительной степени принесена в жертву благу почек или растущих зооидов, для которых она действительно образует орган опорно-двигательного аппарата. Его мышечные полосы значительно увеличиваются в ширину (рис. 60, B), а жаберная сеть, эндостиль и пищеварительный канал исчезают.

Три формы, полученные во втором поколении, следующие: —(1) Питательные формы ("трофозооиды"), полученные из боковых рядов почек, которые остаются постоянно прикрепленными к оозооиду и приносятся в жертву в пользу остальной части колонии. Они служат просто для облегчения дыхания и обеспечения питанием кормилицы и срединных почек. Их развитие приостановлено; у них удлиненное дорсо-вентрально тело с большим воронкообразным жаберным отверстием (рис. 60, F), а мускулатура развита очень слабо.

(2) Некоторые срединные почки становятся приемными формами ("форозооидами"), которые, как и предыдущие трофозооиды, не достигают половой зрелости, но, в отличие от них, в конечном итоге высвобождаются в виде бочкообразных телец, имеющих вид

долиолума, с восемью опоясывающими мышечными полосами и имеющих, кроме того, вентральный вырост (не столон), который образован из стебля, которым тело ранее прикреплялось к спинному отростку оозооида. На этом вентральном выросте "гонозооиды" (3) прикрепляются еще очень молодыми почками, и после того, как форозооиды освобождаются, эти репродуктивные формы постепенно достигают своего полного развития, становятся половозрелыми и в конечном итоге отделяются, окончательно теряя все следы своей временной связи с приемными формами. Они напоминают приемные формы тем, что имеют бочкообразное тело с восемью мышечными полосами, но отличаются отсутствием брюшного отростка и полностью развитыми половыми репродуктивными органами.

Возникновение.—Наиболее известным представителем рода является *Пастуший долиолум tritonis*, который тысячами был пойман в буксирные сети сэром Джоном Мюрреем во время круиза Его превосходительства "Тритон" летом 1882 года в Северной Атлантике. С тех пор этот вид или близкий к нему *D. nationalis*, Borgert, неоднократно находили в Ла-Манше и других частях нашего юго-западного побережья, и поэтому *Doliolum* можно рассматривать как случайного представителя наземной фауны Великобритании.

Вероятно, что случайные феноменальные скопления *Doliolum*, которые были встречены летом в Северной Атлантике, являются результатом любопытной истории жизни, которая при благоприятных обстоятельствах позволяет небольшому числу илооидов производить из крошечных почек огромное количество форозооидов и гонозооид.

В результате тщательной количественной работы немецкой экспедиции "Планктон" Боргерт считает, что температура воды в большей степени влияет как на горизонтальное, так и на вертикальное распределение этих талевых вод в море, чем любой другой фактор.

Другие роды.—*Anchinia*, из которых известен только один вид, *A. rubra*, Vogt из Средиземноморья, имеет половые формы, постоянно прикрепленные к участкам спинного отростка на теле неизвестного оозоида ("кормилицы"). Столон, вероятно, намного длиннее, чем у *Doliolum*, и изгибается так, чтобы достигать спинного отростка, на котором располагаются почки, и располагаться вдоль него.

Тело взрослой особи удлинено дорсо-вентрально. Тест хорошо развит и содержит разветвленные клетки. Мускулатура развита не так хорошо, как у *долиолума*. Есть две круглые полосы на переднем конце, две на заднем и две мышцы в середине тела, которые соединяются, образуя характерные **S**-образные боковые полосы. Стигматы приурочены к косо расположенному заднему концу жаберного мешка. Пищеварительный канал образует **U**-образный изгиб. Репродуктивные органы расположены на правой стороне тела. История его жизни до сих пор известна не совсем точно. Как и в случае с *Doliolum*, половое размножение полиморфно и имеет три формы, две из которых остаются в зачаточном состоянии в том, что касается репродуктивных органов. Они известны как первая и вторая стерильные формы, или "трофозооиды". У *Anchinia*, однако, эти три формы, насколько нам известно, не встречаются одновременно на одном выросте, а образуются последовательно или в разных регионах, причем репродуктивные формы полового поколения независимы от "приемных форм".[106]

Третий род, *Dolchinia*, также содержит только один вид, *D. mirabilis*, обнаруженный Коротневым[107] в Неаполитанском заливе. В своей жизнедеятельности он должен иметь три различные формы — оозоид, форозоид и гонозоид, но первая из них до сих пор неизвестна. На том, что должно быть отростками тела, отделенными от оозоида, обнаружены форозоиды, чем-то похожие на те, что у *Doliolum*, несущие половые формы, прикрепленные к брюшным стеблям. *Dolchinia* в целом занимает промежуточное положение между *Anchinia*, самым простым представителем семейства, и *Doliolum* самым сложным; и в конечном итоге может быть объединен с последним родом.

Подотряд 2. Гемимярии.

Свободно плавающие пелагические формы, которые демонстрируют смену поколений в своей истории жизни и в половом состоянии, образуют колонии. Тело более или менее веретенообразное, с длинной осью переднезаднее, а жаберное и предсердное отверстия почти конечные и противоположные. Щель хорошо развита, но прозрачна. Мускулатура стенки тела имеет форму ряда поперечно расположенных полос, которые обычно не образуют полных независимых колец, как у CYCLOMYARIA. Эти частично окружающие мышцы у сальпид (см. рис. 61, *м.б*), вероятно, следует рассматривать как модифицированные жаберные и предсердные сфинктеры, которые распространились по всему телу. Жаберная и перибранхиальная (клоакальная) полости образуют непрерывное пространство внутри тела, открывающееся снаружи на концах жаберным и предсердным отверстиями и пересекаемое наискось от дорсального и переднего конца к вентральному и заднему концу длинной узкой сосудистой реснитчатой лентой, которая представляет собой дорсальную пластинку, дорсальный кровеносный синус и соседние части дорсального края жаберного мешка обыкновенной асцидии. Пищеварительный канал расположен вентрально. Оно может быть либо растянуто так, чтобы простираться на некоторое расстояние кпереди, либо, что более обычно, сконцентрировано с образованием вместе с яичком округлой непрозрачной массы у заднего конца тела, известной как висцеральная масса или "ядро". Эмбриональное развитие прямое, хвостатая личинка не образуется. Эмбрион на время соединяется с родителем "плацентой".

Этот подотряд содержит, помимо своих типичных представителей, SALPIDAE, еще одно все еще несколько проблематичное семейство - OCTACNEMIDAE, включая единственный очень замечательный глубоководный род (*Octacnemus*), который в некоторых отношениях не соответствует приведенным выше признакам и проявляет определенное сходство с примитивными фиксированными формами, от которых произошли Salpidae.

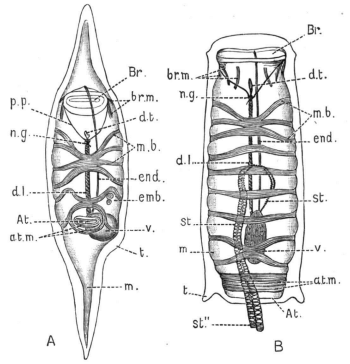


Рис. 61.—*Веретенообразная сальпа*. **A** - агрегированная или "цепочечная" форма; **B** - одиночная форма. *At* - отверстие предсердия; *at.m* - мышцы предсердия; *Br* - жаберное отверстие; *br.m* - жаберные мышцы; *d.l* - дорсальная пластинка или "жабра"; *d.t* - дорсальный бугорок; *emb* - зародыш; *конец* - эндостиль; *m* - мантия; *m.b* - мышечные полосы; *n.g* - нервный узел; *p.p* - перифарингеальные полосы; *st* , столон; *st"*, "цепочка" почек; *t*, тест; *v*, висцеральное "ядро".

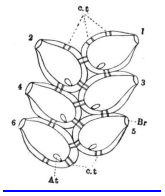


Рис. 62.— Диаграмма, показывающая расположение и связь агрегированных зооидов в молодой цепочке Сальп. 1, 3, 5 - зооиды справа; 2, 4, 6 - зооиды слева. *At* - предсердное отверстие зооида; *Br* - жаберное отверстие другого; *c.t* вверху рисунка указывает на три пары соединительных трубок; *c.t* внизу - на две пары. Каждый зооид соединен с каждым из четырех соседей, с которыми он соприкасается, парой соединительных трубок, и таким образом, всего таких трубок восемь.

Возникновение и размножение.Семейство SALPIDAE[108] включает единственный род *Salpa*, Forskål, который, однако, можно разделить на две четко выраженные группы видов — (1) такие, как *S.* (*Cyclosalpa*) *pinnata*, у которых пищеварительный канал растянут ("орто-кишечное" состояние) вдоль брюшной поверхности тела, и (2) такие, как *S. runcinata*—*fusiformis*, у которых пищеварительный канал образует компактную шаровидную массу (Рис. 61, *v*), "ядро" ("кариозно-кишечное" состояние), расположенное вблизи заднего конца тела. Всего известно около пятнадцати видов; все они имеют пелагический образ жизни и встречаются почти во всех морях. Каждый вид встречается в двух формах (рис. 61, А и Б), одиночной бесполой (*proles solitaria*) и агрегированной половой (*proles gregaria*), которые у большинства видов совершенно непохожи друг на друга, агрегированная форма обычно более округлая, яйцевидная или веретенообразная (рис. 61, А), а одиночная более четырехугольная и часто снабжена коническими отростками или выступающими точками.

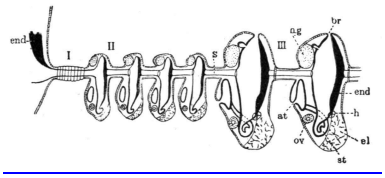


Рис. 63.— Диаграмма, показывающая соотношение групп молодых почек при первом формировании на столоне *Сальпы*. *at* - отверстие предсердия; *br* - жаберное отверстие; *el* - элаобласт; *конец* - эндостиль; *h* - сердце; *n.g* - нервный узел; *ov* - яйцеклетка; *s* - столон; *st*- желудок; I, II, III - группы почек. (Вслед за Бруксом.)

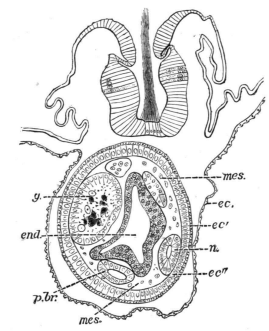


Рис. 64.— Поперечный разрез эндостиля и молодого столона *Salpa pinnata*. *ec*, эктодерма родительницы, отраженная от *ec'*, покрывающая основание столона; *ec"*, эктодерма столона; *конец*, энтодерма столона; *g*, яичник; *mes*, клетки мезодермы; *n*, нервная трубка столона; *p.br*, перибранхиальные трубки столона. (Вслед за Бруксом.)

Одиночная форма дает начало за счет геммации на заднем конце эндостиля (рис. 63) сложному трубчатому столону, содержащему отростки от более важных органов родительского тела, которые дают начало энтодермальной трубке, двум перибранхиальным трубкам, нервной трубке, двум кровеносным синусам и мезобластным клеткам, половому канатику и всему эктодермальному покрову (см. Рис. 64). Этот столон становится сегментированным (рис. 63) на ряд бутонов или молодых "цепочечных" особей, которых может быть несколько сотен. По мере удлинения столона (рис. 61, B, *st"*) почки подвергаются боковому смещению и вращению вокруг своей продольной оси, чтобы приобрести пропорции, наблюдаемые в "цепочке", которая затем выходит из трубки в тесте, через которую она росла, и выступает наружу около отверстия предсердия. Почки на его свободном конце, которые теперь значительно продвинулись в своем развитии, высвобождаются группами, которые остаются прикрепленными друг к другу отростками теста, каждый из которых охватывает дивертикул из стенки тела (рис. 62), образуя "цепочки". Каждый член цепочки представляет собой *Сальпу* половой или агрегированной формы, и при созревании может — либо все еще прикрепленный к соседям, либо отделенный от них — произвести один или несколько эмбрионов (рис. 61, A, *emb*), которые развиваются в одиночную форму *Сальпы*. Таким образом, две формы, разные по внешнему виду и структуре и разные по способу происхождения, регулярно чередуются в истории жизни *Салпы*.

Структура.—Наиболее важные моменты в структуре типичной *сальпы* показаны на рис. 65. Жаберное и предсердное отверстия находятся на противоположных концах тела и ведут в большие полости, жаберный и перибранхиальный мешочки соответственно, которые свободно сообщаются по бокам косо идущей спинной пластинки, или "жабры" (*d.l*). Прозрачный тест обычно густой и имеет желеобразную или жесткую хрящевую форму; он плотно прилегает к поверхности мантии (эктодерме и стенке тела). Мышечные полосы (от 4 до примерно 20 - обычно 8 или 10) мантии в большинстве случаев не опоясывают тело полностью. Они присутствуют дорсально (рис. 65, *mus.bds*) и латерально, но большинство из них не достигают вентральной поверхности. Во многих случаях соседние полосы соединяются по срединной линии спины (рис. 61). Мышечные волокна поперечно-полосатые и имеют ряды крупных равноудаленных ядер. Передний конец дорсальной пластинки в некоторых случаях удлиняется, образуя выступающий щупальцевидный орган, язык или дорсальное щупальце, выступающее в жаберный мешок, в то время как рядом с ним открывается реснитчатая воронка, соответствующая дорсальному бугорку, но не имеющая связи у взрослого человека ни с ганглием, ни с субневральной железой. Сросшийся ганглий и субневральная железа, дорсальная пластинка, перифарингеальные полосы и эндостиль располагаются в обычных положениях. Глаза в виде либо непрерывного пигментированного гребня в форме подковы на дорсальной поверхности нервного узла непосредственно под эктодермой, либо одного большего срединного и нескольких меньших боковых глазков встречаются у различных видов *Salpa*. В большинстве случаев эти глаза имеют сетчатку, состоящую из удлиненных клеток, и пигментный слой, расположенный на нервном узле.

Меткалфом было показано, что так называемые отоцисты *Salpa* на самом деле являются железистыми органами. Их назвали латеральными нервными железами; они открываются не у спинного бугорка, а отдельно в глотку. Эти латеральные нервные трубочки также рассматривались как нефридии.

Большие пространства по бокам спинной пластинки (часто называемые жабрами или бранхиями *сальпы*), с помощью которых полость жаберного мешка находится в свободном сообщении с околобранхиальной полостью, следует рассматривать как гигантские жаберные щели, образованные за счет подавления боковых стенок и небольших стигматов жаберного мешка. Пищеварительный канал на заднем конце "жабры" состоит из пищевода, желудка и кишечника с парой боковых желудочных желез, или слепой оболочки. Эти внутренние органы вместе с репродуктивными органами, когда они присутствуют, составляют "ядро" (рис. 66, *v*).

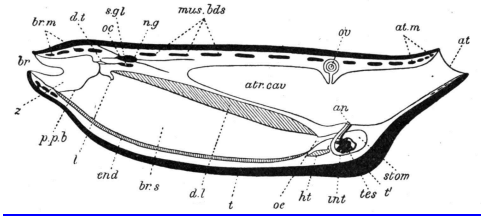


Рис. 65.—Схематический сагиттальный разрез "цепочки" *Сальпы*. *an*, задний проход; *at*, отверстие предсердия; *at.m*, мышцы отверстия предсердия; *atr.cav*, полость предсердия; *br*, жаберное отверстие; *br.m*, мышцы жаберного отверстия; *br.s*, жаберный мешок; *d.l*, дорсальная пластинка или "жабры"; *d.t*, спинной бугорок; *конец*, эндостиль; *ht*, сердце; *int*, кишечник; *l*, сенсорный язык; *мышцы*, мышечные пучки; *н.g.*, нервный узел; *oc*, глазное пятно; *oe*, пищевод; *ov*, яичник; *п.п.б*, перифарингеальный бандаж; *s.gl*, нервная железа; *стом*, желудок; *t, t'*, тест; *яичко*, семенник; *z*, предбрюшинная зона. (Вслед за Хердманом.)

Смена поколений.—На рис. 66 представлена агрегированная или половая *Сальпа*, которая когда-то была звеном цепочки, поскольку на ней изображены семенник и развивающийся эмбрион. Яйцеклетки (всегда немногочисленные, обычно только одна) появляются на очень раннем этапе развития цепочечной *сальпы*, пока они еще являются частью гемипородного столона в теле одиночной *сальпы*. Это дало основание для точки зрения, впервые выдвинутой Бруксом, что яичник на самом деле принадлежит одиночной *Сальпе*, которая, следовательно, является самкой, производящей серию самцов путем бесполого оплодотворения и откладывающей в каждом из них яйцеклетку, которая впоследствии, при оплодотворении, разовьется в теле самца в одиночную или женскую *Сальпу*. Эта идея, если ее принять, глубоко изменила бы наше представление о *Салпе* как о примере истории жизни, демонстрирующем смену поколений, но, как мне кажется, она дает искаженное представление о последовательности событий. Тот факт, что столон, находясь в одиночной *Сальпе*, содержит, наряду с представителями других важных систем организма, ряд зародышевых клеток, не является той одиночной *Сальпой*, родительницей яйцеклеток, в которую эти зародышевые клетки впоследствии превратятся в теле независимого бутона. Мы должны рассматривать как родительское тело, в котором яйцеклетки созревают и выполняют свои функции. Половая или цепочечная *сальпа*, хотя и является гермафродитной по своей жизненной истории, обычно[109] протогинна, *т.е.* яйцеклетки созревают в более ранний период, чем мужской орган или яичко. Это предотвращает самооплодотворение. Предположительно, яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидами

более старой *Сальпы*, принадлежащей к другой цепочке, и эмбрион значительно продвинулся в своем развитии, прежде чем сформируется яичко. Развитие происходит внутри тела родителя и является "прямым" — личиночная форма с хвостом не образуется.

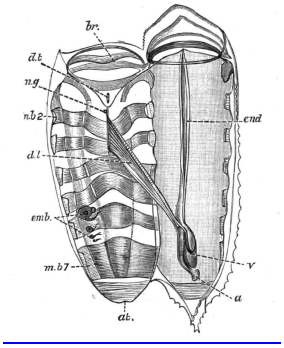


Рис. 66.—*Salpa hexagona*, Q. и G. Образуют цепочку, рассеченную с левой стороны. *a*, задний проход; *at*, отверстие предсердия; *br*, жаберное отверстие; *d.l*, дорсальная пластинка ("жабра"); *d.t*, дорсальный бугорок; *emb*, эмбрионы; *конец*, эндостиль; *m.b* 2, *m.b* 7, вторая и седьмая мышечные группы; *н.g*, нервный узел; *v*, висцеральное "ядро". (После Траустедта.)

Развитие и жизненная история.Сегментация яйцеклетки является голобластической и приводит к образованию ряда бластомеров, которые на некоторое время маскируются феноменальной активностью определенных клеток постороннего происхождения, "калиммоцитов", происходящих из фолликулярного эпителия, окружающего яйцеклетку. Эти фолликулярные калиммоциты мигрируют в яйцеклетку, окружают группы бластомеров и располагаются таким образом, чтобы воспроизвести основную структуру будущего эмбриона, для которого они образуют то, что можно назвать каркасом или временной опорой. Через некоторое время бластомеры становятся активными, быстро размножаются и, наконец, давят на калиммоциты и поглощают их, занимая таким образом надлежащее место в построении органов. Некоторые наблюдатели считают калимоциты пассивными и питательными только по своей функции.

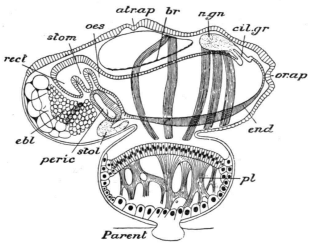


Рис. 67.—Молодая одиночная *сальпа демократическая-mucronata,* прикрепленная к родительнице плацентой. *atr.ap*, отверстие предсердия; *br*, дорсальная пластинка; *cil.gr*, дорсальный бугорок; *ebl*, элаобласт; *конец*, эндостиль; *n.gn*, нервный узел; *oes*, пищевод; *or.ap*, жаберное отверстие; *peric*, перикард; *pl*, плацента; *прямая кишка*, кишечник; *stol*, столон; *stom*, желудок. (От Паркера и Хасвелла, в честь Саленски.)

На раннем этапе развития часть поверхности эмбриона на его вентральном краю отделяется вместе с частью стенки полости ("яйцевода" — дивертикула из предсердия), в которой он находится, с образованием "плаценты" (рис. 67, *pl*), в которой эмбриональный и

материнский кровотоки циркулируют в непосредственной близости и, таким образом, обеспечивают доставку питательных веществ развивающемуся эмбриону посредством крупных мигрирующих клеток плаценты. На несколько более поздней стадии ряд клеток, расположенных на заднем конце тела рядом с будущим ядром, заполняются масляными шариками, образуя массу питательного материала - "элаеобласт" (рис. 67, *ebl*), который расходуется позже в процессе развития. Было высказано много предположений относительно гомологии и значения элаеобласта; но в настоящее время наиболее вероятным можно считать то, что это резервный пищевой материал, связанный с исчезающим рудиментом хвоста, обнаруживаемым в личиночном состоянии большинства асцидий. Развитие прямое; и поэтому можно сказать, что эта молодая бесполая (одиночная) *сальпа* отличается от соответствующей формы из истории жизни *Doliolum* (рис. 60, А) тем, что ее хвост больше не является органом передвижения, а представлен питательной массой, элаеобластом, в то время как тело, вместо того чтобы быть свободным, прикреплено своей вентральной поверхностью к специальному органу питания - "плаценте" — в связи с кровотоком родительницы.

Этот эмбрион, произведенный половым путем внутри тела агрегированной формы, превращается в одиночную *Сальпу* (например, рис. 61, Б), которая отличается по внешнему виду, структуре и привычкам от своего родителя и не имеет репродуктивных органов. Однако после некоторого плавания у него развивается брюшной столон, на котором образуются почки, которые в конечном итоге становятся половыми сальпами. Они освобождаются от одиночной формы группами, все еще соединенными вместе, и могут некоторое время плавать вместе как цепочка агрегированных сальпаев, прежде чем разделиться и стать взрослыми половыми особями (например, рис. 61, А).

Классификация.—*Salpa* можно разделить на следующие подроды:[110]—*Cyclosalpa*, Blainville, у которых пищеварительный канал является орто-кишечным, а "цепочка" состоит из особей, объединенных в круг; *Iasis*, Savigny, с формированием нескольких эмбрионов одновременно; и *Pegea*, Sav., *Thalia*, Blumenbach, и *Salpa*, Forskål, все они имеют только один эмбрион и отличаются друг от друга состоянием "жабр" и другими деталями: у всех, кроме *циклосальпы*, пищеварительный канал кариозно-кишечный. *Cyclosalpa* имеет три вида, наиболее известным из которых является *C. pinnata* из Средиземноморья, форма, обладающая светопроизводящими органами, подобными органам *пиросомы*, но расположенными по бокам тела. *Salpa* насчитывает четыре или пять видов, один из которых, *S. runcinata-fusiformis* (рис. 61), иногда встречается в Британских морях; *Thalia* включает вид *T. democratica-mucronata*, который иногда стаями добывается в Гебридских морях или выбрасывается на берег у наших южных или западных побережий; у *pegea* есть вид *P. scutigera-confoederata*; и *iasis* содержит оставшиеся полдюжины видов, наиболее известным из которых является *I. cordiformis-zonaria*, единственный другой морской окунь, обнаруженный в Британских морях.

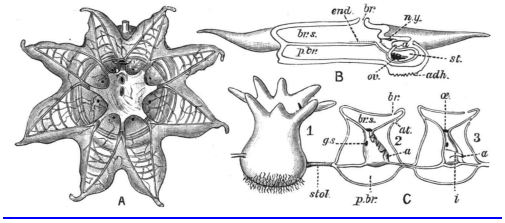
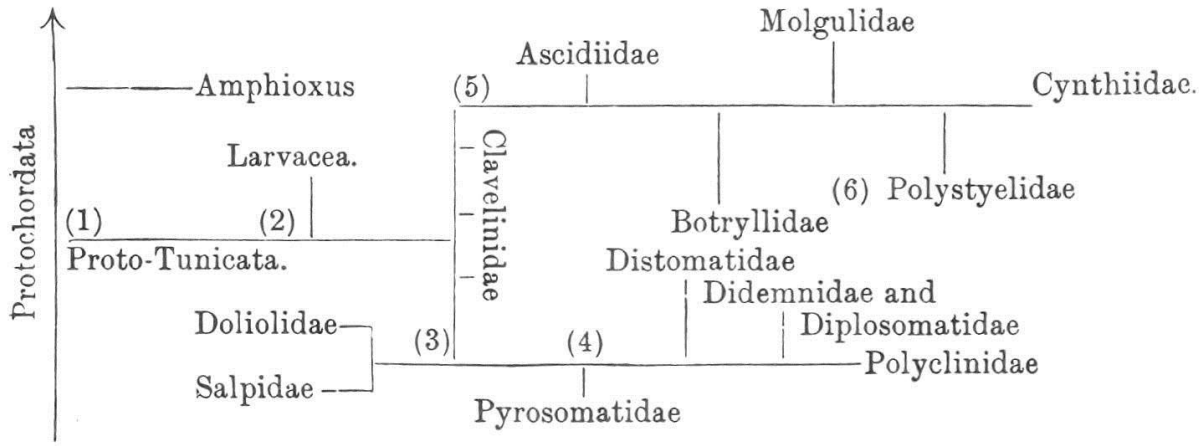


Рис. 68.—**A**, solitary form of *Octacnemus bythius* (after Moseley); **B**, diagram of structure of *Octacnemus* (after Herdman); **C**, aggregated form of *O. patagoniensis*, по Меткалфу). 1, снаружи; 2, с удаленным тестом; и 3, с удаленной мантией. *a*, задний проход; *adh*, область прикрепления; *at*, предсердие и *br*, жаберное отверстие; *br.s*, жаберный мешок; *конец*, эндостиль; *g.s.*, жаберные щели; *i*, кишечник; *н.у.*, нервный узел; *oe*, пищевод; *яйцевод*, яичник; *p.br*, перибранхиальная полость; *st*, желудок; *стол*, столон.

Семейство OCTACNEMIDAE включает единственный замечательный род *Octacnemus*, в настоящее время известный как в одиночном, так и в агрегированном виде. Он был найден во время экспедиции "Челленджер" и впервые описан Мозли. По-видимому, это глубоководный представитель пелагических сальпид, и, возможно, он зафиксирован на дне. Тело в одиночной форме несколько дисковидное, с удлиненным краем, образующим восемь сужающихся отростков, на которых продолжаются мышечные полосы мантии. Пищеварительный канал образует компактное ядро, которое прикреплено к явно неперфорированной мембране, которая тянется по всему телу, отделяя жаберную полость от полостей предсердий. Эндостиль очень короткий, и дорсальная пластинка также сильно редуцирована. Размножение и история жизни полностью неизвестны. Агрегированная форма состоит из небольшого количества особей, объединенных тонким канатиком, состоящим из теста, стенки тела и энтодермальной ткани. *Octacnemus* был найден[111] в Южной части Тихого океана на глубинах 1070 и 2160 морских саженей, а у побережья Патагонии - на глубине 1050 морских саженей. Были описаны два вида: *O. bythius*, Мозли, и *O. patagoniensis*, Меткалф. Меткалф, который недавно исследовал агрегированную форму (*O. patagoniensis*), считает, что род более близок к Clavelinidae, чем к Salpidae. Возможно, его положение лучше всего обозначить линией, отходящей от точки (3) на филогенетической диаграмме ниже.

Общие выводы.

Следующая диаграмма представляет собой графическое представление генетического сродства, или того, что в настоящее время обычно считается вероятным ходом филогении Tunicata. Следует отметить, что это показывает (1) протохордовые, происходящие от протохордовых, недалеко от предков Amphioxus (см. Также этот том, стр. 112); (2) что личиночные считаются наиболее примитивной частью группы; (3) предполагается, что Thaliacea (Doliolidae и Salpidae) произошли не непосредственно от примитивных пелагических форм, а через ранних неподвижных асцидий, недалеко от (4) предкового соединения. Асцидии, которые дали начало Pyrosomatidae; (5) что Ascidiidae и другие высшие простые асцидии произошли, подобно Сложным асцидиям, от предковых Clavelinidae; и (6) что Составные асцидии являются полифилетическими, голосомы (Botryllidae и Polystylelidae) произошли от предковых простых асцидий независимо от меросоматозных семейств.



Туникаты примечательны разнообразием внешнего вида, строения и истории жизни, которую они представляют. Ни одна группа не иллюстрирует столь поучительным образом столь большое количество важных биологических принципов и явлений. Они демонстрируют одиночные и колониальные формы, неподвижные и свободные, пелагические и абиссальные. Развитие в одних случаях личиночное и с метаморфозами, в других сокращенное и прямое. Стойкие следы наследственных признаков наблюдаются на эмбриональной и личиночной стадиях, в то время как взрослые особи демонстрируют самые разнообразные вторичные приспособления к прибрежному, пелагическому и глубоководному, свободно плавающему и сидячему образу существования. В деталях своей классификации они демонстрируют как стабильные, так и изменчивые виды, монофилетические и полифилетические группы. Они проявляют феномены геммации и эмбрионального деления, полиморфизма, спячки, смены поколений и изменения функций. Они давно известны как типичный пример вырождения; но на самом деле они превосходно подходят для изложения более чем одной "Главы дарвинизма".

* * * * *

ПРИМЕЧАНИЕ К Р. 78.—*Oligotrema*, Bourne (*Quart. J. Micr. Sci*. xlvii. Pt. ii. 1903, стр. 233), молгулида с островов Лоялти, имеет редуцированный жаберный мешок и сильно развитые перистые мускулистые жаберные доли, вероятно, используемые для захвата пищи.

ГЛАВА IV

ГОЛОВОХОРДОВЫЕ

ВВЕДЕНИЕ—ОБЩИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ—АНАТОМИЯ AMPHIOXUS—ЭМБРИОЛОГИЯ И ИСТОРИЯ ЖИЗНИ-КЛАССИФИКАЦИЯ ГОЛОВОНОГИХ—ВИДЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

The Цефалохордовые включают лишь небольшую группу маленьких рыбоподобных форм, ланцетников, обычно известных как "Amphioxus", и относятся примерно к дюжине видов, объединенных в несколько близкородственных родов в рамках одного семейства Branchiostomatidae. Наиболее известной формой является *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas), обыкновенный амфиокс или ланцетник, который был найден в Британских морях и даже на севере до побережья Норвегии, но гораздо чаще встречается в более теплых водах, таких как Средиземное море, а также встречается в Индийском океане. Он в изобилии обитает в Неаполитанском заливе и в большом количестве размножается в соленой лагуне "Пантано" близ Мессины, и из этих местностей было получено большинство образцов для многочисленных недавних исследований его структуры и развития.

Амфиокс был впервые обнаружен и описан (1778) Палласом, который считал его моллюском и назвал *Limax lanceolatus*. Впервые он был правильно диагностирован как низшее позвоночное и назван *Branchiostoma* Костой в 1834 году. Термин *Amphioxus*, под которым он стал так хорошо известен, был применен к нему Ярреллом пару лет спустя.

Анатомия была впервые полностью исследована Йоханнесом Мюллером в 1841 году, и этот важный мемуар был дополнен в отношении специальных систем и гистологических деталей многочисленными работами многих ведущих зоологов, такими как работы Хаксли в 1874 году, Лангерганса в 1876 году, Ланкестера в 1875 и 1889 годах, Ретциуса в 1890 году, а также Бовери и Хатчека, обеих в 1892 году. Важные статьи по особым вопросам также были написаны Рольфом, Роде, Бенхэмом, Эндрюсом, Гудричем и другими. Впервые это развитие было объяснено Ковалевским в 1867 году, примерно в то же время, когда он изучал развитие асцидий, а позже снова в 1877 году. Дальнейшими работами о развитии и метаморфозе мы обязаны Хатчеку в 1881 году, Ланкестеру и Уилли в 1890 и 1891 годах, Уилсону в 1893 году и совсем недавно Макбрайду. Книга доктора Уилли, *Amphioxus и происхождение позвоночных* (1894), содержит краткое изложение исследований структуры и развития, интересное обсуждение отношений Amphioxus с другими хордовыми и полную библиографию.

В дополнение к таким оригинальным исследованиям, Amphioxus ежегодно более или менее подробно изучается бесчисленным количеством студентов старших и младших курсов в зоологических лабораториях и морских станциях по всему цивилизованному миру. Ценность этой примитивной формы как объекта биологического воспитания зависит от того факта, что она показывает основные признаки позвоночных и способ их формирования в очень простой и поучительной форме. Хотя, без сомнения, он несколько модифицирован и, возможно, выродился в некоторых деталях строения, по своей общей морфологии он представляет нам устойчивый тип, вероятно, недалеко ушедший от предковой линии ранних хордовых. Нет достаточных оснований для мнения, что Amphioxus является очень дегенеративным представителем рыбоподобных позвоночных.

Общие характеристики.Головохордовые (или акрании, в отличие от черепных или позвоночных) - морские, неколониальные хордовые, у которых хорда проходит по всей длине тела, переходя вперед в морду за пределами нервной системы. Черепа нет, а хорда не окружена каким-либо позвоночным столбом. Нет ни конечностей, ни парных плавников. Экзоскелета нет, а эктодерма представляет собой один слой не покрытых ресничками столбчатых клеток. Рот вентральный и передний, задний проход вентральный, задний и асимметрично расположен с левой стороны. Глотка представляет собой большой жаберный

мешок, стенки которого перфорированы множеством жаберных щелей, и окружен эктодермальной оболочкой - предсердием, которое открывается наружу через срединное вентральное атриопоре. Желудок образует простой мешковидный мешочек, печень, которая соединена с ним простой печеночной портальной кровеносной системой. Существует дыхательное кровообращение, сократительный вентральный сосуд, который представляет сердце, отправляющее бесцветную кровь в дыхательную глотку для очищения. Стенка тела разделена на более чем пятьдесят миотомов. Существуют многочисленные отдельные нефридии, которые развиваются из мезодермы и открываются в предсердие. Головной мозг остается неразвитым, едва отличаясь от спинного мозга. Есть две пары мозговых нервов и множество спинномозговых, в которых дорсальные и вентральные корешки или нервы не соединяются. Органы чувств просты; парных глаз и органов слуха нет. Полы разделены; гонады расположены метамерно на стенке тела и не имеют протоков: они прорываются в предсердие. В процессе развития сегментация завершена, путем инвагинации формируется гаструла, нервная система формируется из дорсального эпибласта, хорда - из гипобласта, а мезодерма возникает из метамерных целомических мешочков. Полость тела представляет собой энтероцеле. Жаберные щели сначала представляют собой перфорации стенки тела, открывающиеся от глотки наружу, которые позже закрываются при развитии предсердия.

Анатомия.

Внешние признаки.—Amphioxus[112] имеет длину от 1½ до 2½ дюймов, тонкий, слегка полупрозрачный и заостренный с обоих концов (рис. 69). Он живет на мелководье и с большой скоростью зарывается в песок головой вперед. Его передний конец часто остается торчащим из песка. Когда он на поверхности, он лежит на боку. Говорят, что ночью он свободно плавает. Головной конец довольно толстый, а передние две трети брюшной поверхности уплощены (рис. 70, A) и могут быть слегка выпуклыми в продольном направлении. Боковые края этой плоской области выступают в виде метаплевральных складок (рис. 70, *mt.pl*), которые начинаются спереди по краям внешнего устья и заканчиваются по средней линии кзади за срединным отверстием, атриопорой (рис. 70, *atrp*). От этой точки брюшной срединный плавник (*vent.f*) простирается назад вокруг заостренного заднего конца (хвостовой плавник, *cd.f*), а затем вперед вдоль верхней поверхности (спинной плавник, *dors.f*) к переднему концу тела. Эти плавники, таким образом, образуют непрерывную срединную складку вокруг большей части тела животного (рис. 70, Б и рис. 71).

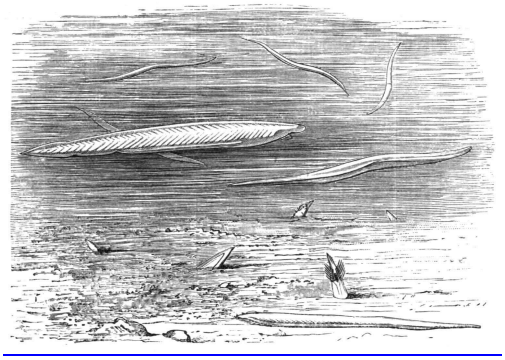


Рис. 69.—Амфиоксус (*Branchiostoma lanceolatum*) в Пантано в Мессине. (В честь Уилли.)

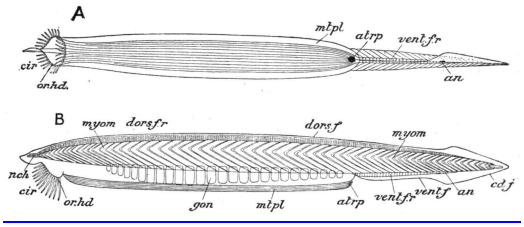


Рис. 70.—*Бранхиостома ланцетная*. **A**, брюшная часть; **B**, вид сбоку всего животного. *an*, задний проход; *atrp*, атриопора; *cd.f*, хвостовой плавник; *cir*, усики; *dors.f*, спинной плавник; *dors.f.r*, лучи спинного плавника; *угольник*, гонады; *mtpl*, метапластина; *миом*, миомеры; *nch*, хорда; *or.hd*, оральный капюшон; *vent.f*, брюшной плавник; *vent.f.r*, лучи брюшного плавника. (В честь Киркалди.)

Поверхность повсюду мягкая, экзоскелета нет. Эпидермис или эктодерма образован одним слоем эпителиальных клеток (см. рис. 72, стр. 118), некоторые из которых несут сенсорные отростки, в то время как другие имеют поперечно-полосатую кутикулярную кайму. У взрослого человека отсутствует общее реснитчатое покрытие поверхности.

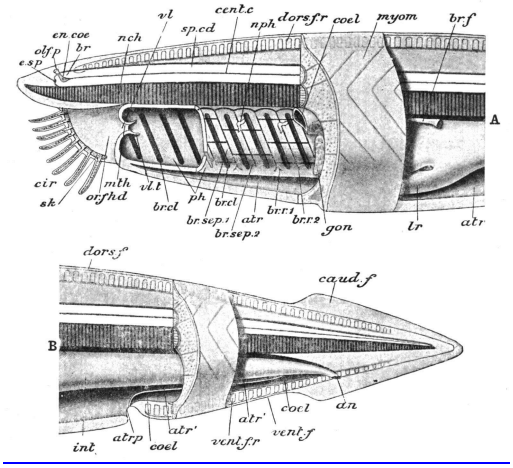


Рис. 71.-Схема анатомии Amphioxus. **A**, передняя часть; **B**, задняя часть. *an*, задний проход; *atr*, предсердие; *atr'*, его заднее продолжение; *atrp*, атриопора; *br*, головной мозг; *br.cl*, жаберные щели; *br.f*, бурая воронка; *br.sep.1*, первичная, *br.sep.2*, вторичная жаберная пластинка; *br.r.1*, первичная, *br.r.2*, вторичный жаберный стержень; *caud.f*, хвостовой плавник; *cent.c*, центральный канал; *cir*, усики; *coel*, целомия; *dors.f*, спинной плавник; *dors.f.r*, луч спинного плавника; *en.coe*, мозговой пузырь; *e.sp*, глазное пятно; *gon*, гонада; *int*, кишечник; *lr*, печень; *mth*, рот; *миома*, миотомы; *nch*, хорда; *nph*, нефридии; *olf.p*, обонятельная ямка; *or.f.hd*, ротовой колпак; *ph*, глотка; *sk*, скелет ротового колпака и усики (пунктирные); *sp.cd*, спинной мозг; *vent.f*, брюшной плавник; *vent.f.r*, луч брюшного плавника; *vl*, чешуя; *vl.t*, чешуйчатые щупальца. (От Паркера и Хасвелла.)

Истинный рот представляет собой небольшую пору на дне большого преддверия (стомодея), расположенную на переднем конце брюшной поверхности (рис. 70 и 71) и образован "ротовым колпаком", который может быть продолжением вперед предсердных или метаплевральных складок с каждой стороны. По краям ротового капюшона расположены от 12 до 20 пар усиков (рис. 70, *cir*) или реснитчатых щупалец (укрепленных скелетными стержнями), которые образуют сенсорную бахрому вокруг отверстия. Задний проход (рис. 70 и 71, *an*), асимметричен, поскольку расположен с левой стороны брюшного плавника, на некотором расстоянии позади атриопора и недалеко от заднего конца тела.

Короткую область за анусом, окруженную хвостовым плавником, можно правильно назвать "хвостом". Ток воды, необходимый для дыхания и питания и который может выносить яйцеклетки и сперматозоиды наружу, обычно входит в устье и выходит через атриопору, как у оболочника. Однако в некоторых случаях говорят, что это происходит наоборот.

Общая структура.Общий план организации тела (см. рис. 71) заключается в том, что продольная ось скелета, хорда (*nch*), отделяет спинную нервную систему (*sp.cd*) из вентрально редуцированной целомы (*coel*), в которой находятся пищеварительный канал (*int*), гонады (*gon*) и другие органы. Таким образом, поперечный разрез тела (см. рис. 72) показывает типичное для хордовых расположение частей и сравним с поперечным разрезом головастика, молоди рыбы или личинки асцидии. Перибранхиальная (*atr*) или предсердная полость (которая морфологически является закрытой частью внешнего мира) лежит снаружи от целома и стенки тела вокруг глотки и большей части пищеварительного канала и открывается наружу через атриопор. Как и у туничных, перфорации (жаберные щели) в стенке глотки (*br.cl*) открываются в полость предсердия и, таким образом, косвенно наружу.

Мускулатура.Толстая стенка тела в значительной степени образована мышечной тканью, метамерно сегментированной примерно на 60 миотомов (рис. 71, *миом*). Эти мышечные массы, которые (как это обычно бывает у позвоночных) наиболее толсты сзади по бокам от хорды и спинного мозга (рис. 72, *м*), расположены так, что при боковом взгляде на тело представляют собой серию неглубоких конусов (<<), переходящих друг в друга и направленных вершинами вперед. Мышечные волокна поперечно-полосатые и проходят в продольном направлении вдоль тела от переднего до заднего края каждого миотома, прикрепляясь своими концами к двум перегородкам соединительной ткани, которые образуют границы миотомов. Эти перегородки, миокоммы, являются заметными чертами внешнего вида тела (рис. 70, Б). Они расположены не так, чтобы быть противоположными друг другу с двух сторон, но миотомы с правой и левой сторон чередуются, как видно на поперечном разрезе (рис. 74, А, стр. 121).

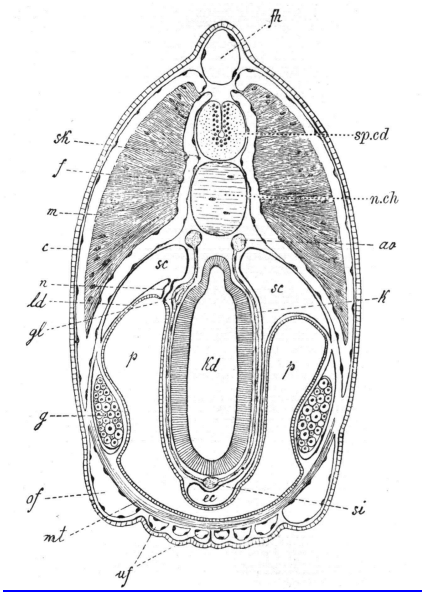


Рис. 72.—*Бранхиостома ланцетная*. Схематический поперечный разрез области глотки, проходящий справа через первичную, слева - через вторичную жаберную пластинку. *ao* - дорсальная аорта; *c* - дерма; *ec* - эндостилярная часть целома; *f* - фасция или вкладывающий слой миотома; *fh* - отделение, содержащее ребристый луч; *g* - гонада; *gl* - клубочек; *k* - жаберная артерия; *kd* - глотка; *ld* - сочетание стенки предсердия и целомы (зубчатая связка); *m* - миотом; *mt*, поперечная мышца; *n*, почечная кость; *n.ch*, хорда; *of*, метаплевральное лимфатическое пространство; *p*, предсердие; *sc*, целомия; *si*, вентральная аорта; *sk*, оболочка хорды и спинного мозга (*sp.cd*); *уф*, промежутки в брюшной стенке. (Из Коршельта и Хайдера, в честь Бовери и Хачека.)

Именно с помощью этих боковых мышечных пучков можно выполнять быструю вибрацию или попеременные наклоны тела из стороны в сторону при плавании или нырянии в нору. Обычно с каждой стороны имеется по 35 миотомов перед атриопорой, 14 между атриопорой и анусом и 11 постанальных, всего 60: у некоторых видов всего около 50 миотомов, а у некоторых их целых 85. (См. Классификацию, стр. 137, где приведен список видов с указанием количества миотомов у каждого.)

Существуют также поперечные мышцы (рис. 72, *мт*), проходящие поперек вентральной поверхности в области тела, ограниченной метаплевральными складками, и служащие для сжатия полости предсердия и, таким образом, способствующие изгнанию его содержимого.

За пределами мышечного слоя стенки тела тонкий кожный покров образован дермальным слоем мягкой соединительной ткани, покрытым эпидермисом, единственным слоем столбчатых клеток, многие из которых, особенно на оральных перистальтиках, имеют чувствительные щетинки.

Скелет.Эндоскелет состоит из хорды и нескольких участков модифицированной соединительной ткани, которые поддерживают различные части тела.

Хорда этого животного примечательна среди хордовых тем, что тянется практически по всей длине тела, включая голову, от морды до кончика хвоста (рис. 71). Она расположена в срединной плоскости, но ближе к дорсальной, чем к вентральной поверхности (рис. 72), и имеет миотомы по бокам, нервную систему вверху и пищеварительный канал внизу. Он имеет эллиптическую форму в сечении и сужается к двум концам. Ядра исходных клеток хорды смещены к дорсальному и вентральному краям, и большая часть клеток у взрослого человека занята большими вакуолями, заполненными жидким секретом, так что в растянутом состоянии они образуют жесткую эластичную структуру. Это состояние клеток и внешний вид, который оно вызывает (рис. 73), лучше всего наблюдаемый у молодых особей, очень характерны для ткани хорды. Вокруг хорды лежит оболочка из соединительной ткани, которая является непрерывной с аналогичной оболочкой вокруг нервной системы и с перегородками между миотомами.

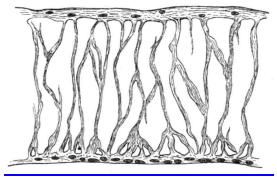


Рис. 73.— Срединный сагиттальный разрез хорды амфибии 32 мм.

В дополнение к этим скелетным слоям соединительной ткани в ротовом колпаке имеется хрящевидный тракт. Он соединен или состоит из отдельных стержнеобразных частей, по одной у основания каждого перистого отростка, в который он посылает продолжение (рис. 71, *sk*). Спинной и брюшной плавники поддерживаются одинарными и двойными рядами того, что было названо "плавниковыми лучами" соответственно. Они представляют собой короткие стержни из студенистой соединительной ткани, каждый из которых заключен в лимфатическое пространство. Наконец, стержни, образующие стенки глотки между жаберными щелями, содержат тонкие скелетные стержни, которые проходят косо дорсо-вентрально и имеют жесткую студенистую природу (см. Рис. 75, стр. 122). Эта скелетная соединительная ткань во всех случаях состоит из волокнистого налета или матрицы, образованного слоем эпителия (эктодермального, энтодермального или мезодермального), который прилегает к ткани.

Пищеварительный канал.— Наиболее примечательной особенностью является то, что у хордовых глотка дает начало органу дыхания (см. фиг. 71 и 74, А); а по размеру и рельефности, как при виде сбоку, так и в разрезах, модифицированная глотка Amphioxus вполне сопоставима с жаберным мешком (pharynx) многих Tunicata (см. Рис. 23, стр. 51) и может называться тем же именем.

Маленький примитивный рот, расположенный на дне полости, ограниченной ротовым колпаком (stomodaeum), имеет перепончатую кайму, велум (рис. 71, *vl*), края которой вытянуты в круг из 10 или 12 (у некоторых видов до 16) простых ротовых щупалец, повернутых внутрь по направлению к глотке (сравните щупальца асцидий, стр. 45).

Глотка, безусловно, самая большая часть пищеварительного тракта, простирающаяся почти на половину длины тела, более важна как дыхательный орган, чем как питательный. Его стенки почти по всей протяженности перфорированы большим и неопределенным количеством (100 или более с каждой стороны) жаберных щелей, которые проходят по всей спинно-вентральной части, но в сжатом состоянии, наблюдаемом у сохранившихся экземпляров, их нижние концы направлены наклонно назад, так что вертикальный поперечный разрез может проходить через ряд таких щелей и промежуточные жаберные стержни (рис. 74, А, *кб*). Эти прутья и, следовательно, щели между ними относятся к двум порядкам, первичным и вторичным, причем последние развиваются позже в личиночной жизни в виде отростков или "язычковых прутьев", по одному от вершины каждой первичной жаберной щели, чтобы разделить ее на две вторичные. Первичную и вторичную (или язычковые) полоски у взрослого животного можно отличить друг от друга по их строению (рис. 75, А и Б).

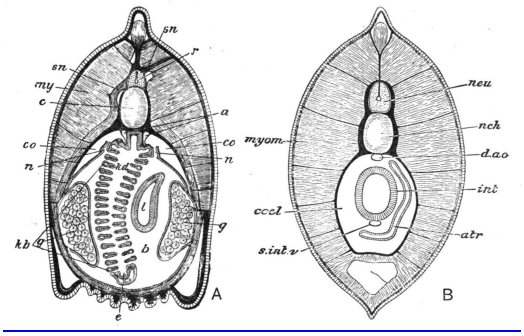


Рис. 74.—*Бранхиостома ланцетная*. **A**, поперечный разрез области глотки. *a*, дорсальная аорта; *b*, предсердие; *c*, хорда; *co*, целомия; *e*, эндостиль; *g*, гонада (яичник); *kb*, жаберные перегородки; *kd*, глотка; *l*, печень; *my*, миотомия; *n* , нефридий; *r*, спинной мозг; *sn*, *sn*, спинные и вентральные спинномозговые нервы. **B**, поперечный разрез области кишечника. *atr*, Атриум; *коэльо*, целомудрие; *d.ao*, дорсальная аорта; *внутренняя* часть кишечника; *миома*, миотома; *nch*, хорда; *neu*, спинной мозг; *s.int.v*, подкишечная вена. (Из "*Зоологии*" Паркера и Хасвелла. **A**, от Хертвига, в честь Ланкестера и Бовери; **B**, частично в честь Рольфа.)

Следует помнить, что эти жаберные перекладины, или перегородки между жаберными щелями, являются не просто частями стенки глотки, но в некотором смысле также частями стенки тела и соответствуют по природе, хотя и не по количеству, висцеральным дугам у позвоночных, лежащих между висцеральными щелями, которые открываются снаружи. У взрослого амфиокса щели в стенке глотки открываются не непосредственно наружу, а в перибранхиальную полость или предсердие, которое, однако, образуется только в поздний личиночный период в результате инвагинации или огораживания эктодермой. До этого у Amphioxus (см. Личинка, рис. 86, стр. 134) открылись наружу первые сформированные жаберные щели, точно так же, как это происходит у рыбы или молодого головастика. Таким образом, полость предсердия с самого начала выстлана эктодермой, а наружная поверхность жаберного стержня фактически является частью наружной поверхности тела. Тогда вполне естественно обнаружить, что внутри каждого стержня находится небольшой участок целома, сообщающийся дорсально и вентрально с другими частями этой полости (см. Рис. 75 и 76). Есть также кровеносные сосуды, которые проходят в жаберных стержнях и их соединениях. Большая часть эпителия, покрывающего жаберную перекладину, представляет собой глоточный эпителий или энтодерму (рис. 75, *br.ep*), но внешние, более широкие, не содержащие ресничек клетки (рис. 75, *at.ep*) представляют собой эктодермальные клетки, выстилающие предсердие. Студенистые скелетные стержни в первичных стержнях раздвоены вентрально, в то время как стержни во вторичных стержнях простые; и есть другие детали, по которым эти два вида стержней различаются. У взрослой особи этих прутьев, очевидно, больше, чем миотомов, но у молодой личинки первые сформированные жаберные щели расположены метамерно, а затем их количество значительно увеличивается. Именно реснички, покрывающие эпителий глотки на жаберных стержнях, возможно, с помощью реснитчатых путей ротового капюшона, вызывают ток воды, о котором уже упоминалось.

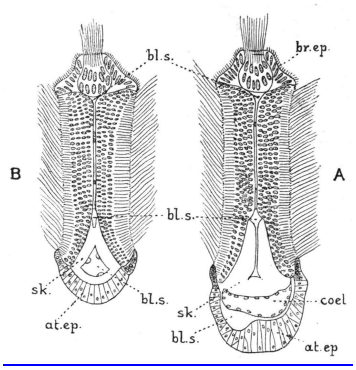


Рис. 75.— Поперечные срезы первичных (**A**) и вторичных (**B**) жаберных стержней Amphioxus. *at.ep*, эпителий предсердий; *bl.s*, кровеносные пространства или "сосуды"; *br.ep*, жаберный эпителий; *coel*, целомическая полость в первичном стержне; *sk*, скелетные стержни. (Из Уилли, в честь Бенхэма.)

Поперечные жаберные соединения (синаптикулы) проходят поперек жаберных стержней, соединяя их через частые промежутки времени, и эти поперечные соединения, как и жаберные стержни, поддерживаются скелетными стержнями. Вдоль вентральной срединной линии глотки проходит бороздка, эндостиль или гипофарингеальная бороздка, сравнимая с аналогичной структурой жаберного мешка туникаты. Эта продольная борозда (рис. 76, *gl*) выстлана мерцательным эпителием, содержащим четыре протока железистых клеток (сравните эндостиль у асцидий, рис. 20, стр. 46). Есть основания полагать, что этот орган является гомологом щитовидной железы позвоночных. Как и в случае с Tunicata, эндостиль выделяет слизь, которая переносится ресничками вперед, образуя шлейф из запутанных частиц пищи, которые возвращаются дорсально в желудок. На переднем конце реснитчатые губы эндостиля расходятся вправо и влево, опоясывая переднюю часть глотки в виде перифарингеальных полос. Они снова соединяются дорсально, образуя эпифарингеальную (или надглоточную) бороздку, которая ведет назад, соответствующую гипофарингеальной бороздке ниже (см. рис. 74, A), до достижения заднего конца глотки.

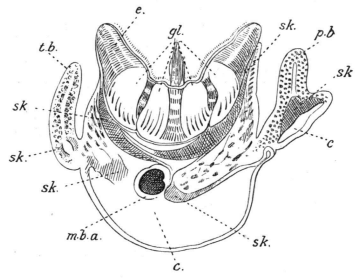


Рис. 76.— Поперечный разрез вентральной части глотки Amphioxus. *c*, целома; *e*, эндостиль; *gl*, эндостилярные железы; *m.b.a*, срединная жаберная артерия; *p.b*, первичный стержень; *sk*, эндостилярные и жаберные стержни и скелетные пластинки; *t.b*, язычный стержень. (В честь Ланкестера.)

Остальная часть простого пищеварительного канала прямая и едва дифференцирована на участки. Небольшое сужение трубки за глоткой было названо пищеводом, а небольшое расширение, которое следует за этим, - желудком. С этой точки кишечник сужается кзади, к заднему проходу (рис. 71, с. 116). От брюшного края желудка отделяется слепой мешочек, печеночная слепая кишка, или мешковидная печень, которая проходит вперед по правой

стороне глотки (рис. 74, А, *l*). Это пищеварительная железа, выстлана железистым эпителием и , по-видимому, соответствует печени позвоночных. Других пищеварительных желез, связанных с пищеварительным каналом Amphioxus, нет.

Целомудрие.У молодой личинки вначале есть (как у баланоглосса) пять целомических пространств, срединная передняя "полость головы", пара переднебоковых "воротничковых полостей" и пара более задних длинных боковых борозд, из которых у более поздней личинки возникают сегментированные миотомы, а вентрально - большое целомическое пространство, окружающее пищеварительный канал и отделяющее его от стенки тела. Однако у взрослого животного целома была настолько смещена в результате образования просторного предсердия, что перед атриопором ее можно распознать только как ряд каналов и щелей. Отношения целома к предсердию в области кишечника показаны на рис. 74, Б, а в области глотки - на рис. 74, А. На рис. 72 более подробно показано распределение пространств (см. также рис. 71). Начинаясь кпереди, вдоль дорсальной поверхности глотки и под хордой проходят пара дорсальных целомических каналов, по одному с каждой стороны от эпифарингеальной бороздки; от них отходят вентральные дивертикулы, которые проходят по первичным жаберным стержням стенки глотки и соединяются вентрально в срединную трубку, эндостилярную целому (см. рис. 72, *ec*). На заднем конце глотки эти дорсальный и вентральный каналы соединяются в узкое целомическое пространство, окружающее желудок, внутри стенки предсердия и расширяющееся вперед вокруг печени (рис. 74, А, *l*). В области кишечника, позади предсердия, целому разрешается расширяться до его примитивного состояния с левой стороны (рис. 74, Б), но он все еще сокращается с правой стороны, где наблюдается удлинение полости предсердия, доходящее почти до заднего прохода. Все эти целомические пространства выстланы целомическим эпителием.

The **Кровеносная система** Amphioxus, хотя и такая же простая, как у червей—четвероногих, несомненно, построена по плану позвоночных - даже несмотря на то, что у них нет отчетливо выраженного сердца, а сосудов мало и они имеют простую структуру. В некоторых местах образуются капиллярные сети, но бесцветная кровь также проникает во многие лакуны или лимфатические пространства, например, вокруг плавниковых лучей и в метаплевре. Как и у типичных низших позвоночных, здесь имеется сокращающийся вентральный сосуд (вентральная или жаберная аорта, рис. 77, *v.ao*), идущий вперед под пищеварительным трактом к глотке и отходящий с каждой стороны от афферентных жаберных сосудов, которые проходят вверх по первичным жаберным стержням и отходят от ответвлений, соединяющихся с сосудами во вторичных стержнях. Эти последние не сообщаются непосредственно с вентральной аортой, но сосуды во всех жаберных стержнях открываются дорсально эфферентными жаберными сосудами в парные дорсальные аорты (рис. 77, *d.ao*), которые проходят в обратном направлении вдоль верхней части глотки, по одному с каждой стороны надглоточного желобка. В сосудах жаберных стержней и их соединительных тканях кровь аэрируется током воды, проходящим через жаберные щели, и таким образом достигает спинной аорты в очищенном состоянии. Правая дорсальная аорта продолжается вперед дальше вглубь рыла, чем ее коллега с другой стороны, и расширена на своем конце (рис. 77). На заднем конце глотки парные дорсальные аорты соединяются, образуя срединную дорсальную аорту, которая проходит назад, лежа между хордой и пищеварительным каналом. Этот сосуд дает ответвления к стенке кишечника, и они распадаются на капиллярные сети (рис. 77, *cp*), из которых кровь собирается по срединной подкишечной вене. Затем она течет вперед и проходит по воротной вене печени к

вентральному краю мешковидной части печени, в стенке которой она распределяется в виде капиллярной сети. Кровь собирается на дорсальном крае печени печеночной веной, которая проходит кзади, а затем поворачивает вниз и вперед, соединяясь с задним концом брюшной аорты или "сердца".

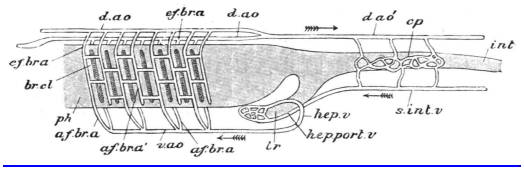


Рис. 77.—Схема сосудистой системы Amphioxus. *af.br.a*, Афферентные жаберные артерии; *af.br.a'*, аналогичные сосуды вторичных (язычковых) стержней; *br.cl*, жаберные щели; *ср*, капилляры кишечника; *d.ao*, парные дорсальные аорты; *d.ao*, срединная дорсальная аорта; *ef.br.a*, выводящие жаберные артерии; *порт.v*, воротная вена печени; *печень.v*, печеночная вена; *int*, кишечник; *lr*, печень; *ph*, глотка; *s.int.v*, подкишечная вена; *v.ao*, брюшная аорта. (От Паркера и Хасвелла.)

Ясно, что этот способ кровообращения согласуется с таковым у типичных низших позвоночных во всех существенных моментах: (1) наличие главной артерии — дорсальной аорты, по которой кровь течет в обратном направлении; (2) наличие брюшного сосуда, представляющего сердце и направляющего нечистую кровь вперед в дыхательную область пищеварительного канала для аэрации; и (3) наличие портальной системы печени, состоящей из капилляров печени, через которые кровь из стенки кишечника должна пройти, прежде чем достичь брюшного сосуда (сердца).

Выделительные функции почек приписываются различным органам Amphioxus, и вполне возможно, что в дополнение к истинным нефридиям, которые теперь известны, другие участки ткани в организме могут быть способны выводить азотистые отходы жизнедеятельности. Таковы определенные скопления цилиндрических эпителиальных клеток на дне предсердия и единственная пара больших коричневых атриоцеломных воронок, расположенных на дорсальном крае заднего конца глотки (рис. 71, *br.f*). Однако существует большое количество (около 100 пар) мельчайших нефридий, открытых (1890) Вайсом и Бовери независимо друг от друга, расположенных по бокам дорсальных целомических каналов над глоткой, которые следует рассматривать как главные функциональные органы почек. Это изогнутые канальцы, частично железистые и частично реснитчатые, каждый из которых отходит от нескольких бугорков слепой кишки (сначала предполагалось, что это открытые нефростомы, по одному показано на каждом конце канальца и три вдоль его верхней поверхности на рис. 78), которые выступают в целом и открываются одним нефридиопором (на нижней поверхности и напротив язычковой планки глотки) в полость предсердия. Бугорки, или закрытые нефростомы, окружены своеобразными, тонкими, булавовидными трубчатыми и жгутиковидными клетками, которые, как показал Гудрич[113], соответствуют "соленоцитам" в нефридиях червей-полихет (см. рис. 79).

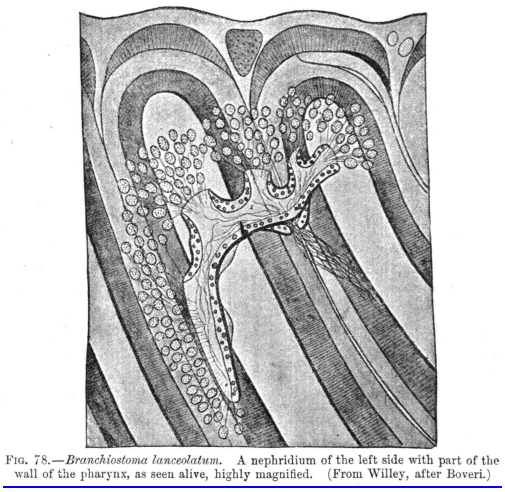


Fig. 78.—*Branchiostoma lanceolatum.* A nephridium of the left side with part of the wall of the pharynx, as seen alive, highly magnified. (From Willey, after Boveri.)

Рис. 78.—*Бранхиостома ланцетная*. Нефридиум левой стороны с частью стенки глотки, при осмотре вживую, сильно увеличен. (Из Уилли, после Бовери.)

The **Центральная нервная система** является дорсальной и трубчатой, как у позвоночных, и находится в соединительнотканной оболочке непосредственно над хордой (рис. 71 и др. и 80, A). Кзади она сужается к тонкой точке немного впереди конца хорды, но кпереди резко заканчивается на некотором расстоянии позади переднего конца хорды. Центральный канал соединен с дорсальной поверхностью срединной продольной расщелиной (рис. 80, B), а на переднем конце он расширяется, образуя мозговой пузырь (*c.v*), с которым соединены два простых органа чувств: глазное пятно (*e*) и обонятельная ямка (*olf*). Участок мерцательного эпителия на дне пузырька был описан как "инфундибулярный орган". Также наблюдается поверхностное расширение дорсальной щели позади мозгового пузырька (*dil*). Нервную систему вплоть до этой точки можно рассматривать как головной мозг, хотя внешне она едва различима (рис. 71 и 80, A) от спинного мозга сзади. От этого "мозга" отходят две пары "черепных" нервов, первая (I.) от переднего конца, а вторая (II.) от дорсальной поверхности мозгового пузырька; оба находятся перед первыми миотомами тела и снабжают нервами преротовую часть рыла.

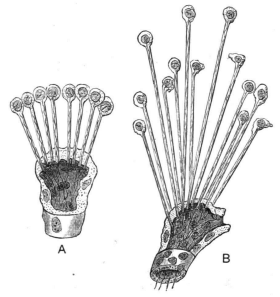


Рис. 79.—Нефридии. **A** - часть нефридия *филлодоки*, морской полихеты, для сравнения с **B**- частью нефридия Amphioxus. На этих рисунках показаны соленоциты с их жгутиками, выступающими по длинным трубкам в просвет выделительного органа, и демонстрируется существенное сходство нефридий Amphioxus с нефридиями многощеточных червей (по Гудричу).

Спинной мозг отходит от большого количества спинномозговых нервов, расположенных сегментарно, но, подобно миотомам, не противоположных и симметричных с двух сторон, а расположенных попеременно (рис. 81). Более того, спинномозговые нервы начинаются с каждой стороны на двух уровнях, причем существует более дорсальный ряд, каждый из которых начинается от одного корешка и снабжает кожный покров, а также поперечные мышцы, так что они являются как сенсорными, так и двигательными, и вентральный ряд, каждый из которого состоит из нескольких корешков (рис. 81) и выполняет полностью двигательную функцию, поскольку они снабжают только миотомы. Эти два ряда можно сравнить со спинным и вентральным корешками, которые у позвоночных соединяются, образуя смешанный спинномозговой нерв.

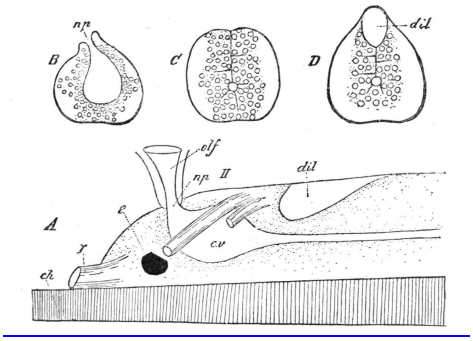


Рис. 80.—*Бранхиостома ланцетная*. **A**, головной мозг и мозговые нервы молодой особи; **B**, поперечный разрез через нейропору; **C**, позади мозгового пузырька; **D** через дорсальное расширение. *ch* - хорда; *cv* - мозговой пузырь; *dil* - дорсальное расширение; *e* - глазное пятно; *np* - нейропора; *olf* - обонятельная ямка; *I* и *II*- черепные нервы. (От Уилли, в честь Хачека.)

В дополнение к обычным мелким нервным клеткам центральная нервная система содержит определенные крупные нервные клетки с очень длинными отростками, "гигантскими волокнами", которые проходят через большую часть длины спинного мозга. Никаких следов симпатической нервной системы обнаружено не было.

The **Органы чувств,** связанные с нервной системой, немногочисленны и просты. В эктодерме, на краю перистальтики, на перистальтических щупальцах и особенно в скоплениях на сосочках перистых оболочек вокруг рта есть сенсорные клетки, которые, вероятно, являются тактильными. В верхней части ротового колпака находится сенсорная структура, "канавка Хатчека", которая, как предполагается, является органом вкуса. Обонятельная ямка, упомянутая выше, открывается снаружи с левой стороны морды. Внутри она покрыта ресничками и ведет к так называемой обонятельной доле, переднедорсальному полому выросту из мозга. У молодого животного обонятельная ямка открывается нейропорой в центральный канал (рис. 80, A), но у взрослой особи этот проход закрыт. Возможно, обонятельная ямка гомологична гипофизу или гипофизарному телу позвоночных, гомологом которого у Tunicata является реснитчатая воронка. Наконец, срединный мозговой глаз (рис. 80 и 81) является простым пигментным пятном на передней стенке мозгового пузырька, и серия несколько похожих пигментных пятен встречается вдоль дна центрального канала в спинном мозге.[114] Органа слуха не существует. Иоганнес Мюллер назвал участки мерцательного эпителия на нижней поверхности ротового капюшона, вытянутые в округлые доли, "органом Редера". Вероятно, это полезно для втягивания воды внутрь, в глотку, но это также может быть орган чувств.

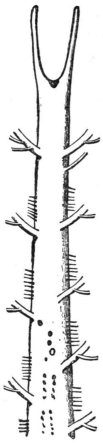


Рис. 81.—*Бранхиостома ланцетная*. Передняя часть центральной нервной системы сверху, видны спинные и вентральные спинномозговые нервы. (Из Уилли, по Шнайдеру.)

The **Гонады** расположены сегментарно по бокам тела, выступая в полость предсердия по бокам глотки и кишечника. У некоторых видов гонады парные, но у других, принадлежащих к роду *Asymmetron* (стр. 137), присутствует только один ряд, расположенный на правой стороне. У обыкновенного амфиокса (*Branchiostoma lanceolatum*) насчитывается около 26 пар (рис. 70, Б), лежащих в сомитах от 25 до 51; во всех остальных отношениях яичники и семенники обнаружены у отдельных особей. Каждая гонада окружена слоем целомического эпителия. Следовательно, гонаду следует рассматривать как выросшую из миотома стенки тела в целомический мешочек, несущий перед собой целомический, а затем предсердный эпителий (рис. 72 и 74, А, *g*). В конце концов, созревшие гонады прорываются сквозь слои эпителия, и яйцеклетки и сперматозоиды попадают в предсердие и выходят наружу через атриопору, или, в некоторых случаях, через рот.

Эмбриология и история жизни.

Развитие происходит в морской воде, где происходит оплодотворение яйцеклетки, - по—видимому, всегда около захода солнца, эмбриональные стадии проходят ночью, а личинка вылупляется ранним утром.

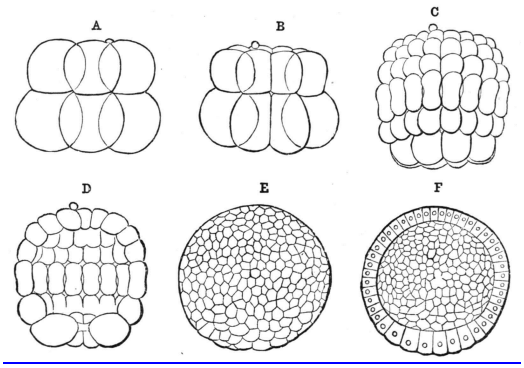


Рис. 82.-Этапы сегментации Amphioxus. **A** представляет восьмиклеточную стадию; **B**, шестнадцатиклеточную; **D**, вертикальный разрез **C**; **F**, вертикальный разрез бластосферы или стадии бластулы (**E**). (От Коршельта и Хайдера, в честь Хачека.)

Яйцо маленькое (0,105 мм. в диаметре после пролития) и содержит очень мало пищи - желтка. Сегментация является полной (рис. 82, A), почти регулярной и приводит к образованию полой бластосферы (рис. 82, E, F), стенка которой имеет толщину в одну ячейку. Нижние ячейки (рис. 82, B, C, D) немного больше верхних. Затем происходит инвагинация нижних клеток (рис. 83, A), что приводит к подавлению бластоцеле или полости сегментации и формированию архентерона, сначала неглубокого и широко открывающегося наружу (рис. 83, Б), а затем более глубокого, с сужением отверстия до небольшого заднего бластопора (рис. 83, B). Эта стадия "гаструлы" отличается от бластосферы наличием устья или бластопоры и толщиной двух клеточных слоев — эпибласта (эктодермы) снаружи и гипобласта (энтодермы) внутри. Вскоре можно увидеть будущие аспекты тела по его удлинению и форме (рис. 83, B), поскольку дорсальная поверхность становится плоской, а брюшная - выпуклой, в то время как бластопор находится на заднем конце дорсальной поверхности. Бластопор вскоре закрывается, а рот и задний проход позже формируются независимо друг от друга.

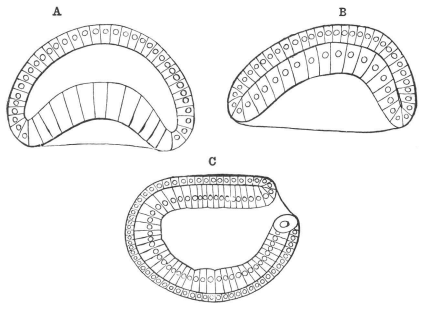


Рис. 83.- Три стадии формирования гаструлы Amphioxus. У **A** ядра энтодермы опущены; у **C** дорсальная поверхность расположена вверху, а задний конец справа (у Коршельта и Хайдера, вслед за Хатчеком).

Клетки эпибласта покрываются ресничками по всей поверхности, так что эмбрион вращается внутри тонкой оболочки, которая все еще окружает его. И теперь начинают выделяться все основные системы организма. Трубчатая нервная система развивается из углубления эпибласта (мозговой пластинки) по средней линии уплощенной дорсальной поверхности (рис. 84, A, *mp*). Края вдавленной области растут внутрь и соединяются над более глубоким слоем эпибласта, который становится стенкой нервного канала или эмбриональной нервной системы (рис. 84, D, *n*); а еще дальше эти края медуллярной пластинки соединяются друг с другом за бластопором, так что последний открывается в дно нервного канала, образуя таким образом нейрантериальный канал (рис. 85, A, *cn*). Кпереди нервный канал (*n*) на некоторое время открывается наружу нейропорой.

Гипобластные стенки архентерона образуют длинную срединную дорсальную бороздку, которая становится хордой (рис. 84, C и D, *ch*); а также передний мешочек и некоторые боковые пары дивертикулов, которые являются энтероцелями или целомическими мешочками и дают начало мезобластным сомитам (рис. 84, B и C, *mk*). Хорда (рис. 84, D, *ch*) сначала представляет собой продольный клеточный гребень, который отделяется от

гипобласта в виде стержня, лежащего ниже нервного канала. Это видно на различных стадиях развития на рис. 84 и 86, что приводит к вакуолизированному состоянию взрослой особи.

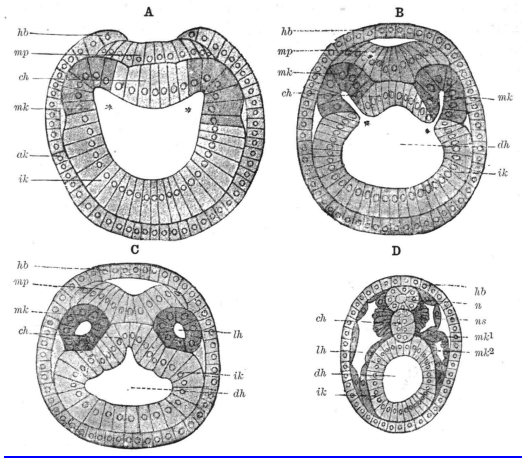


Рис. 84.— Четыре стадии развития хорды, нервной системы и мезодермы Amphioxus. *ak*, эктодерма; *ch*, хорда; *dh*, полость архентерона; *hb*, гребень эктодермы, растущий над костномозговой пластинкой; *ik*, энтодерма; *lh*, целома; *mk*, целомический мешочек; mk^1, париетальный слой мезодермы; mk^2, висцеральный слой; *mp*, костномозговой пластинка; *n*, нервный канал; *ns*, протовертебра. (От Коршельта и Хайдера, в честь Хачека.)

Целомических мешочков всего пять: (1) один срединный, передний, который дает начало двум полостям головы, левая из которых открывается наружу через предротовую ямку; (2) пара небольших боковых мешочков, расположенных кпереди и дорзально, которые не делятся, а дают начало только первой паре миотомов и их выростам, которые простираются обратно в метаплевральные складки, где, однако, позже они заменяются лимфатическими пространствами; и (3) пара небольших боковых мешочков, расположенных кпереди и дорзально, которые дают начало только первой паре миотомов и их выростам, которые простираются обратно в метаплевральные складки, где, однако, они позже заменяются лимфатическими пространствами. вторая пара дивертикулов, расположенных более кзади, которые продолжают расти обратно к бластопору и имеют парные мезобластные сомиты, полости в которых являются зачатками целома в теле, последовательно сужающиеся от них спереди назад (рис. 85, A, *ush*) с образованием всех оставшихся миотомов.[115] Это первый признак сегментации у животного, и на этой стадии, когда у него около пяти пар мезобластных сомитов, оно вырывается из своего покрова и становится свободно плавающей личинкой.

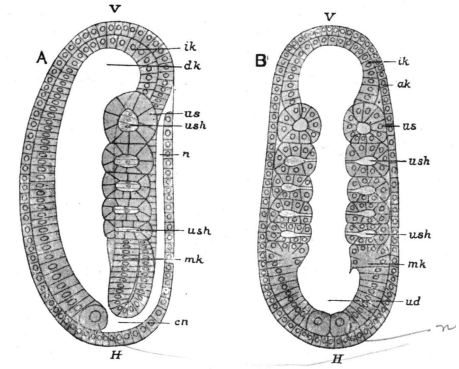


Рис. 85.—Эмбрион Амфиокса. **A**, в вертикальном разрезе, немного левее средней линии. **B**, в горизонтальном сечении. *ak*, эктодерма; *cn*, нервно-кишечный канал; *dk* и *ud*, архентерон; *ik*, энтодерма; *mk*, мезодермальные складки; *n*, мозговой канал; *us*, первый целомический мешочек; *ush*, целомическая полость; *V*, передний, *H*, задний конец. (От Коршельта и Хайдера, в честь Хачека.)

Теперь появляется рот, который вскоре разрастается до большого отверстия с левой стороны теперь заостренного переднего конца (рис. 86, А, *м*), и образуется первая жаберная щель (*ks*), служащая прямым сообщением передней части брыжейки (глотки) наружу. Сначала она вентральная, а затем смещается на правую сторону.

Задний проход формируется кзади, и нервно-кишечный канал закрывается . Углубление на дне кишечника рядом со ртом дает начало "булавовидной железе" (рис. 86, Б, *к*), которая, вероятно, по своей природе является жаберной щелью.

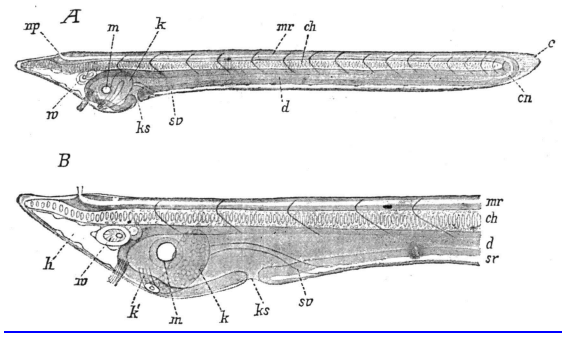


Рис. 86.—**A**, молодая личинка Amphioxus. **B**, передний конец увеличен. *c*, предварительный хвостовой плавник; *ch*, хорда; *cn*, нервно-кишечный канал; *d*, кишечник; *h*, целомия рыла; *k*, булавовидная железа; *k'*, ее наружное отверстие; *ks*, первая жаберная щель; *m*, рот; *mr*, нервная трубка; *np*, нейропора; *sv*, подкишечная вена; *w*, предротовая ямка. (Вслед за Хачеком.)

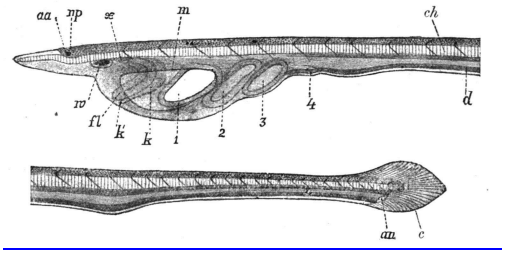


Рис. 87.- Более развитая личинка Amphioxus. *an*, задний проход; *au*, глазное пятно; *c*, хвостовой плавник личинки; *ch*, хорда; *d*, энтерон; *fl*, рудимент эндостиля; *k*, булавовидная железа; *k'*, ее наружное отверстие; *m*, рот; *np*, нейропора; *w*, предротовая ямка; *x*, временный нефридий; 1-4, жаберные щели. (От Коршельта и Хайдера, в честь Ланкестера и Уилли.)

Стенки целомических мешочков, которые расширяются как дорсально, так и вентрально (рис. 84, Г), становятся мезодермой, наружным соматическим и внутренним спланхническим слоем; а вентральные части их полостей соединяются, образуя целом.

Клетки дорсальных отделов становятся мышечными волокнами и образуют миотомы внутри и соединительную ткань кожи снаружи.

Личинка (рис. 87) теперь длинная и узкая, со множеством сегментов, заостренными концами и хвостовым плавником. Все жаберные щели появляются сначала по срединно-брюшной линии, а затем смещаются вправо (рис. 87, 1-4): они расположены метамерно. После того, как четырнадцать были сформированы таким образом, серия из восьми появляется дорсально по сравнению с теми, что с правой стороны, а затем первая пара, первоначально вентральная, перемещается на левую сторону, и за счет подавления некоторых из них они становятся равными по количеству и располагаются сегментарно по обе стороны тела. Возможно, это та стадия, на которой амфиоксус демонстрирует наибольшее приближение к типичному эмбриону высшего позвоночного. Жаберных щелей здесь от семи до девяти с каждой стороны, а у эмбриона позвоночных их обычно от пяти до семи с каждой стороны. Эти первые жаберные щели у Amphioxus позже разделяются отростком язычка от спинного края.

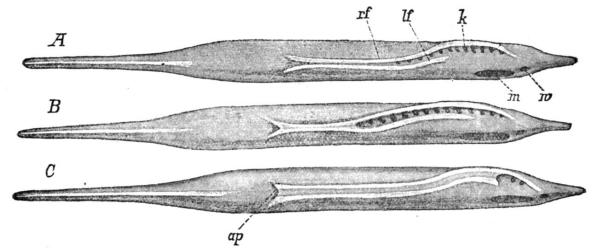


Рис. 88.— Вентральный аспект трех личинок Amphioxus, показывающий метаплевральные складки и формирование предсердия. *ap*, атриопора; *k*, жаберные щели; *lf* и *rf*, левая и правая метаплевральные складки; *m*, рот; *w*, предротовая ямка. (От Коршельта и Хайдера, в честь Ланкестера и Уилли.)

Предсердие представляет собой разрастание наружного пространства между двумя вентральными метаплевральными или предсердными складками (рис. 88 и 89), парными боковыми гребнями стенки тела, и поэтому выстлано эктодермой. Это врастание закрыто снаружи за счет роста навстречу друг другу субпредсердных гребней на внутренних сторонах метаплевральных складок (см. Рис. 89, A, *sl*), а затем значительно увеличивается за счет увеличения относительного роста вентролатеральной части стенки тела (рис. 89, B, C). Заднее отверстие между метаплевральными складками остается атриопором (рис. 88, C, *ap*); в то время как передний конец (рис. 88) также остается открытым в течение некоторого времени, но в конечном итоге закрывается. Поскольку метаплевральные складки лежат снаружи от жаберных щелей (рис. 88, A), когда эти складки смыкаются (B и C), получается, что жаберные щели, которые раньше свободно открывались наружу, теперь открываются в полость предсердия (сравните фиг. 87 и 88).

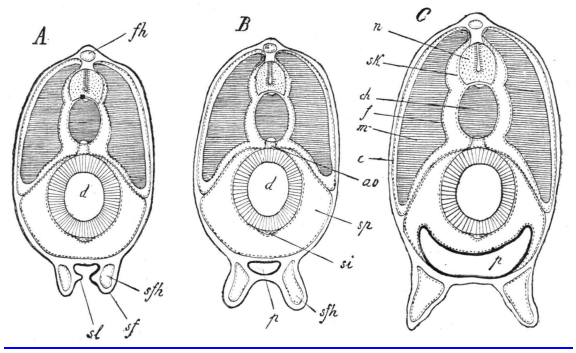


Рис. 89.— Схематические поперечные срезы трех личинок Amphioxus, показывающие развитие предсердия. *ao*, аорта; *c*, дерма; *ch*, хорда; *d*, кишечник; *f*, соединительная ткань; *fh*, полость луча спинного плавника; *m*, миотом; *n*, нервная трубка; *p*, предсердие; *sf*, метаплевральные складки; *sfh*, лимфатическое пространство в метаплевральных складках; *si*, подкишечная вена; *sk*, оболочки хорды и нервной трубки; *sl*, суб -гребень предсердия; *sp*, целомудрие. (От Коршельта и Хайдера, в честь Ланкестера и Уилли.)

Рот теперь становится срединным и вентральным и уменьшается в размерах, перед ним формируется ротовой капюшон (stomodaeum), жаберные щели становятся более многочисленными и вытянутыми по вертикали, эндостиль формируется вдоль дна глотки, а гонады вырастают в виде парных мешочков из стенки тела. Это приводит животное к состоянию молодой особи, достигнутому, вероятно, примерно через три месяца после оплодотворения яйцеклетки.

Развитие в целом демонстрирует очень заметное сходство с развитием туникат (см. стр. 55), но не подтверждает точку зрения о том, что Amphioxus произошли от более высокой группы позвоночных.

Классификация головохордовых.

Известные виды Amphioxus можно классифицировать следующим образом[116]:—

Семейство Branchiostomatidae.

Род 1. *Branchiostoma* (Costa, 1834).

С бисериальными гонадами и симметричной метаплеврой.

B. lanceolatum (Паллас)—Миотомы 36 + 14 + 12, гонады 23-29 пар: Средиземноморье, Северо-Западная Европа, Цейлон, E. of United States.

[*B. belcheri*, Серые миотомы 38 + 17 + 9: Торресов пролив, Сингапур, Борнео, Цейлон.

[*B. nakagawae*, Джорд. и S.—Миотомы 37 + 16 + 11: Япония.

[*B. caribbaeum*, Sundevall—Миотомы 37 + 14 + 9: Вест-Индия, Атлантический океан, Северная и Южная Америка.

B. capense, Миотомы Гилкриста 47 + 19 + 9: Южная Африка.

Б. калифорниенс, Дж. Дж. Купер—Миотомы 45 + 17 + 9: Калифорния.

B. (*Dolichorhynchus*) *указатель* (Willey)—Миотомы 42 + 14 + 15: Индия и Цейлон.

(?) *B. elongatum*, Солнечные миотомы 49 + 18 + 12: Перу.

(?) *B. pelagicum*, Гюнтер—Миотомы 36 + 16 + 15: Гонолулу, залив Манаар, Южная часть Индийского океана.

Род 2. *Асимметрия* (Andrews, 1893).

С односерийными (правыми) гонадами и асимметричной метаплеврой.

A. lucayanum, Эндрюс—Миотомы 44 + 9 + 13: Багамы, Мальдивы, Занзибар.

A. caudatum (Willey)—Миотомы 40 + 9 + 11: Архипелаг Луизиада.

A. (*Heteropleuron*) *бассанум* (Гюнтер)—Миотомы 45 + 16 + 14: Бассов пролив, Австралия.

" *сингаленсе* (Киркалди)—Миотомы 39 + 16 + 8: Цейлон.

" *культеллум* (Peters)—Миотомы 32 + 10 + 10: Торресов пролив, Австралия, Цейлон.

" *мальдивенсе* (Ф. Купер) —миотомы 45 + 16 + 12: Мальдивский архипелаг, занзибар.

" *гектори* (бенхэм)—миотомы 53 + 19 + 12: Новая Зеландия.

Таким образом, было описано шестнадцать видов, из которых три под *Branchiostoma*, помещенные в квадратные скобки, по-видимому, являются просто разновидностями *B. lanceolatum*, а *B. nakagawae*, вероятно, идентичен *B. belcheri*; в то время как остается вопрос, является ли *Asymmetron caudatum* чем-то большим, чем разновидностью *A. lucayanum*, таким образом, остается одиннадцать или двенадцать видов, которые кажутся довольно хорошо охарактеризованными. Точное положение двух отмеченных (?), а именно *B. elongatum* и *B. pelagicum*, не может быть определено в отсутствие более полных описаний этих видов.

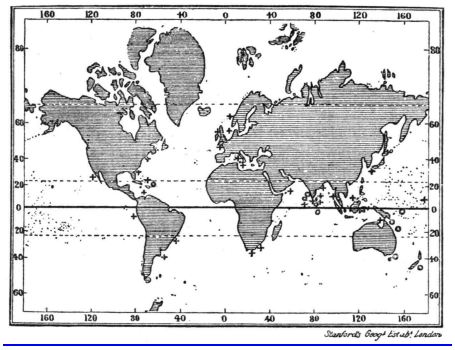


Рис. 90.—Схема-карта, показывающая географическое распределение головохордовых. + указывает на *Бранхиостому*; о указывает на *асимметрию*.

Приведенный выше список и карта (рис. 90) дают некоторое представление о географическом распределении группы и показывают, что, хотя немногие виды широко распространены на мелководье земного шара, большинство зарегистрированных находятся между 40 ° северной и 40 ° Южной широты. На самом деле эта группа в основном тропическая и наиболее распространена в Индо-Тихоокеанском регионе. Крестиками отмечены виды *Branchiostoma*, а кружками - виды *Asymmetron* (включая *Heteropleuron*); последние приурочены к Индо—Тихоокеанским морям, за исключением *A. lucayanum* с Багамских островов - одного из многочисленных случаев интересного сходства между морскими фаунами Ост- и Вест-Индии.

РЫБЫ

(БЕЗ УЧЕТА СИСТЕМАТИЧЕСКОГО УЧЕТА КОСТИСТЫХ)

Автор:

Т. В. БРИДЖ, доктор медицинских наук, Ф.Р.С.

Тринити-колледж, Кембридж; Мейсон, профессор зоологии и сравнительной анатомии в Бирмингемском университете

ГЛАВА V

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ РЫБ

В первой главе этого тома указывалось, что черепные, из которых Рыбы образуют подчиненную группу, являются последним из четырех основных подразделений, на которые подразделяются хордовые. Животные, включенные в первые три, а именно. Полухордовые,

урохордовые и головохордовые уже рассматривались в предыдущих главах, и теперь нам остается кратко рассмотреть диагностические признаки черепных костей, а затем, более подробно, организацию Рыб.

Черепные, часто называемые позвоночными, образуют один из наиболее четко очерченных и легко узнаваемых отделов животного царства. Как следует из названия, они отличаются от более примитивных хордовых образованием определенной "головы" в результате модификации передней части центральной нервной системы с образованием сложного мозга, вокруг которого сосредоточены главные органы особых чувств. Это сочетается с эволюцией черепа, который, помимо создания "черепной коробки" для ограждения и защиты мозга и частичных или полных капсул для органов чувств, соединен сзади системой костных или хрящевых висцеральных дуг, которые огибают глотку между жаберными щелями. Помимо поддержки органов дыхания (жабр) у нижних водных черепных коробок или существующих в виде эмбриональных остатков у высших форм, дышащих легкими, эти дуги обычно образуют основу челюстей для рта. Эпидермальная часть поверхностной кожи всегда состоит из нескольких слоев клеток. Хорда, которая всегда присутствует у эмбриона, а в некоторых черепных коробках, как живых, так и вымерших, может даже полностью сохраниться у взрослого человека, не достигает переднего конца мозга. Однако в большинстве черепных коробок хорда у взрослого человека более или менее полностью замещается за счет развития вокруг нее ряда позвонков, образующих позвоночник или позвоночный столб. Очень часто присутствуют две пары конечностей и хрящевые или костные пояса для их поддержки.

Сегментация, или последовательное повторение определенных органов тела, которая является столь заметной особенностью головохордовых, характерна и для черепных. Примеры этого можно увидеть в разделении боковых продольных мышц стенки тела на мышечные сегменты или миотомы серией поперечных волокнистых перегородок; в формировании позвоночного столба серией последовательных суставов или позвонков; в аналогичном последовательном повторении черепных и спинномозговых нервов, жаберных щелей и жаберных дуг, определенных кровеносных сосудов и почечных канальцев. Иногда, однако, нет точного регионального или числового соответствия между различными органами, которые последовательно повторяются таким образом, и, следовательно, вероятно, что, по крайней мере, в некоторых органах тела черепа, сегментация развивалась независимо в каждом конкретном случае.

Глотка относительно намного короче, чем у других хордовых. Жаберные щели немногочисленны, независимо от того, сохраняются ли они, как у нижних черепных костей, в качестве функциональных органов дыхания или присутствуют, только в виде остатков, у эмбрионов высших представителей группы. Они ни в коем случае не подразделяются ростом "язычков" или "синаптикул" и не открываются наружу в предсердную или перибранхиальную полость. Печень представляет собой массивную сложную трубчатую железу, по крайней мере у взрослого человека, никогда не являющуюся простым слепым мешком; обычно в ней присутствуют поджелудочная железа и селезенка.

Обширная, выстланная эпителием полость тела, или целома, которая по своему происхождению может рассматриваться как "синцелома",[117] окружает пищеварительный канал и отделяет его от стенки тела. Из эпителиальных стенок целома происходят гонады (яичники и семенники), которые у взрослого человека ограничены одной парой; в то время

как парные и часто расположенные сегментарно боковые трубчатые выросты из него (почечные канальцы) приобретают железистый характер и образуют основу выделительной или почечной системы. Особая часть целома также окружает сердце и образует полость перикарда, а у некоторых черепных коробок половые протоки могут образовываться из выстилающей его мембраны.

Всегда существует мышечное сердце, состоящее по меньшей мере из трех камер, венозного синуса, ушной раковины и желудочка и образованное модификацией начальной части вентральной или сердечной аорты головохордовых. Расположение крупных кровеносных сосудов основано на общем плане для всех черепных коробок, и кровь, которая в них циркулирует, имеет красный цвет из-за присутствия красных кровяных телец, содержащих гемоглобин, в дополнение к бесцветным лейкоцитам, которые присутствуют только у головохордовых. Бесклеточные кровеносные железы различных видов (селезенка, щитовидная железа, тимус, межпочечные и надпочечные тельца) присутствуют очень часто и по-разному изменяют характер крови, циркулирующей через них. Помимо кровеносных сосудов, существует также несколько похожая система лимфатических сосудов, распределенных по органам и тканям тела, которая служит для повторного сбора жидкой части крови, которая диффундировала из кровеносных сосудов для питания тканей, и транспортировки ее обратно в кровеносную сосудистую систему. Эти лимфатические сосуды содержат лимфу, жидкость, сравнимую с разбавленной плазмой крови, в которой плавают лейкоциты. В дополнение к их непрерывности с кровеносными сосудами в определенных точках, лимфатические сосуды могут также сообщаться с целомом, и, следовательно, черепная коробка должна быть включена в число тех несколько редких исключений из общего правила, согласно которому между серией кровеносных каналов и целомом не существует никакой связи.

В выделительной системе почечные канальцы во взрослом черепе редко сохраняют свое примитивное эмбриональное сообщение с целомом и ни в коем случае не имеют отдельных и независимых наружных отверстий; напротив, при соединении их наружных или дистальных концов образуются общие выводящие протоки, которые открываются либо в "клоаку", либо непосредственно на внешнюю поверхность тела возле заднего прохода.

Во всех черепных коробках расположенная в спинном направлении и трубчатая центральная нервная система имеет свою переднюю часть, увеличенную и иным образом модифицированную с образованием "головного мозга", в то время как оставшаяся часть, сохраняя более простую и однородную структуру, образует спинной мозг. У эмбриона мозг всегда состоит из трех последовательных мешковидных увеличений, известных как передний, средний и задний мозг, и из них развиваются различные части сложного взрослого мозга, который по расположению и взаимным отношениям своих частей соответствует общему плану у всех членов группы. Существует по меньшей мере десять пар черепных нервов, берущих начало в головном мозге, и, кроме того, различное количество спинномозговых нервов, отходящих от спинного мозга и, как правило, образованных в каждом случае соединением преимущественно сенсорного, ганглиозного дорсального корешка с преимущественно двигательным, не ганглиозным вентральным корешком.

Срединный и обычно рудиментарный, теменной или шишковидный глаз иногда может сохраняться как функциональный орган, но, кроме того, во всех черепных коробках существуют парные глаза, сенсорная часть которых, сетчатка, происходит как вырост из

первого из первичных эмбриональных мозговых пузырьков. К этим органам особого восприятия добавляются пара органов слуха и пара органов обоняния, кроме того, в нижних водных черепных коробках находятся особые органы чувств "боковой линии".

У взрослого человека гонады редуцируются до одной пары, хотя возможно, что у эмбриона они могут иметь множественное происхождение. Гонодукты для вывода половых клеток присутствуют почти всегда и могут быть обязаны своим возникновением либо изменению функции определенных почечных протоков, либо независимому развитию из выстилающей оболочки целома. Яйцеклетки обычно снабжаются большим запасом питательных веществ в виде пищевого желтка, и, следовательно, процесс сегментации часто бывает частичным или "меробластическим", но в некоторых группах, в которых в яйцеклетках меньше пищевого желтка, он является полным или "голобластным". Типичная стадия инвагинирующей гаструлы, которая является столь поразительной чертой в эмбриональной истории низших хордовых, встречается также у нескольких нижних черепных коробок, но у большинства из них она может маскироваться или изменяться различными способами из-за чрезмерного количества пищи - желтка.

Функциональный гермафродитизм очень редко встречается у черепных, и, как и у головохордовых, размножение почкованием и образование колоний неизвестны.

Таким образом, в отличие от других хордовых, черепные делятся на шесть "классов", которые могут быть по—разному сгруппированы, как показано в следующей таблице:-

Помимо отличительных признаков шести "классов", на которые делятся черепные коробки, два или три из этих классов могут обладать важными общими структурными особенностями, по которым они отличаются от других. Таким образом, Cyclostomata, Рыбы и Амфибии согласуются друг с другом и отличаются от всех остальных групп дыханием жабрами и наличием органов чувств боковой линии в течение части или всей жизни. У их эмбрионов нет покрывающего амниона, равно как и мешковидный вырост из задней кишки, известный как аллантоис, если он вообще присутствует, никогда не выходит за пределы

целома, чтобы сформировать эмбриональную оболочку или действовать как примитивный орган дыхания. Следовательно, термины Ichthyopsida, Anamniota и Anallantoidea были применены к этим трем классам. Аналогичным образом, термин "Зауропсиды" применительно к рептилиям и птицам является удобным средством выражения того факта, что за самым поразительным разнообразием внешних форм и привычек скрывается общность внутреннего строения, которая оправдывает вывод о том, что эти животные более тесно связаны друг с другом, чем любая из групп с любым другим классом Черепных. И снова, применение терминов Agnathostomata и Gnathostomata резко подчеркивает фундаментальное различие между Cyclostomata и всеми остальными группами Craniata, которое лишь частично иллюстрируется наличием или отсутствием кусательных челюстей.

В общем и популярном смысле Cyclostomata обычно считаются "Рыбами", но это употребление не имеет лучшего основания, чем определенное сходство между Cyclostomata и настоящими Рыбами во внешней форме и повадках, а также в их способе дыхания жабрами. С другой стороны, утверждалось, что отличительные черты Cyclostomata имеют достаточное значение не только для того, чтобы отделить их от настоящих Рыб, но, возможно, даже (что в некоторой степени выражается использованием терминов Agnathostomata и Gnathostomata), чтобы оправдать их отнесение к группе, равной по таксономической ценности всем остальным живым черепным ящерам, взятым вместе. Организмы, входящие в состав Cyclostomata, миноги и особенно карликовые рыбы, демонстрируют во многих отношениях чрезвычайно низкую степень строения черепа; но насколько простота или архаичность некоторых из их органов примитивна или была приобретена в результате дегенерации, трудно, а иногда и невозможно, определить с какой-либо степенью удовлетворения. В других отношениях, таких как наличие скрежещущего "языка", очевидно, что Cyclostomata достигли высокой степени специализации. В качестве одной из нескольких иллюстраций, которые можно было бы привести к трудностям такого рода, можно упомянуть, что ни в коем случае нельзя быть уверенным в том, что Cyclostomata не являются дегенеративными потомками примитивных, но ныне вымерших Gnathostomata. Во всяком случае, наличие парных хрящей в черепе миноги, которые, при наличии некоторых оснований, могут рассматриваться как представители примитивных верхней и нижней челюстей последней группы, по-видимому, наводит на такой вывод. Если это верно, мы должны рассматривать формирование сосательно-щечной воронки с ее сложной системой поддерживающих хрящей — одной из наиболее ярких особенностей строения этого животного — как вторичную и адаптивную специализацию рта, изначально снабженного кусательными челюстями. Но, несмотря на такие трудности, не может быть никаких сомнений в том, что Cyclostomata являются самыми примитивными из всех существующих черепных коробок и настолько сильно отличаются от настоящих Рыб и от всех других классов Черепных животных, что включение их в отдельный класс - это наименьшее, что можно сделать для наглядного выражения их изолированного положения, даже если мы не полностью принимаем изречение Геккеля о том, что "они дальше удалены от рыб, чем Рыбы от Человека".

Вкратце, Cyclostomata или Agnathostomata отличаются от "Рыб" и всех остальных черепных костей (Gnathostomata) следующими признаками:—

Рот либо почти конечный, как у карп-рыб (*миксин*); либо, как у миног (*петромизон*), он открывается из просторной предротовой сосательной щечной воронки, которая по своему расположению к гипофизу или гипофизу напоминает предротовую щечную полость

головохордовых. Как и у Amphioxus, гипофиз[118] смещен дорсально из-за роста вперед преротовой части головы у эмбриона, и, следовательно, он достигает своего нормального соотношения с нижнечелюстным разрастанием[119] с вентральной поверхности переднего мозга только путем перфорации дна черепа сверху, а не снизу, как у всех других черепных коробок. У одной части группы (например, у *миксины*) гипофиз открывается в ротовую полость и служит трубчатым проходом для поступления воды при вдохе в жаберные мешки, что является особенностью, в которой эти циклостомы уникальны. По-видимому, срединный орган обоняния переносится внутрь вместе с гипофизарной инволюцией и сообщается с последней на протяжении всей жизни. Присутствует примитивная верхняя челюсть (небно-квадратные хрящи или подглазничные дуги), и, по крайней мере, у некоторых циклостом (*например,* миноги), а возможно, и у всех, имеются структуры, которые, весьма вероятно, представляют примитивную нижнюю челюсть (хрящи Меккеля); но такие структуры всегда не кусаются и просто образуют скелетную опору для других частей черепа. Вместо кусающих челюстей рот снабжен сложным скрежещущим язычным аппаратом, поддерживаемым специальными хрящами, так называемым языком, который несет на себе роговые зубы и способен выдвигаться и втягиваться. Парные конечности полностью отсутствуют.

У Gnathostomata, напротив, отсутствует щечная воронка, и рот, как конечный, так и вентральный по положению, открывается непосредственно наружу. Гипофиз обычно проходит внутрь вместе с устьичной инвагинацией, которая у эмбриона дает начало рту, и, следовательно, с самого начала находится по отношению к вентральной поверхности мозга. Неизменно присутствуют кусательные челюсти (небно-квадратные и меклеевские хрящи), образованные в результате модификации передней и примитивно несущей жабры висцеральной дуги. Органы обоняния, очевидно, парные, и они отличаются от гипофиза. Присутствуют парные конечности.

Как указывалось ранее, настоящие Рыбы образуют второй из шести "классов", на которые делятся черепные. По сравнению с высшими черепными коробками их отличительные признаки могут быть кратко сформулированы следующим образом:—

Пресноводные или морские гнатостомы, которые по своей форме и способу дыхания приспособлены для водной флоры и фауны. На протяжении всей жизни их дыхательные органы имеют форму сосудистых отростков (жабр), происходящих из стенок жаберных щелей и поддерживаемых рядом жаберных дуг. Основным органом передвижения является мощный мускулистый хвост; однако, кроме того, имеются парные плавники, грудной и брюшной, соответствующие передним и задним конечностям наземных черепных и обладающие поддерживающим их хрящевым или костным скелетом ("ихтиоптеригиум"), который трудно сравнить со скелетом конечностей последних. Рыбы также обладают системой срединных плавников, поддерживаемых их собственным особым скелетом. Обычно присутствует экзоскелет из кожных шипов или зубчиков, чешуи или костных пластинок. За исключением одной группы, двукрылых, сердце имеет только одно ушное отверстие и получает только венозную кровь, которую оно прогоняет сначала по кровеносным сосудам жабр, а оттуда, в виде артериальной крови, по сосудам тела в целом. Воздушный пузырь часто присутствует и служит гидростатическим органом или поплавком, но в некоторых случаях он может действовать как легкое и помогает жабрам в работе дыхания. Парные органы обоняния редко сообщаются с полостью рта внутренними ноздрями. Особые кожные органы чувств расположены линейными путями по бокам тела

(органы чувств боковой линии) и на голове и, по-видимому, особенно связаны с жизнью в воде.

Рыбы могут быть разделены на следующие "подклассы", а они, в свою очередь, могут быть подразделены на различные "отряды" и "подотряды":-

(i.) ELASMOBRANCHII; *например,* Акулы, рыбы-собаки, коньки и скаты.

(1) Pleuropterygii†; например, *Кладоселах*.

(2) Ихтиотоми†; например, *Плевракант*.

(3) Акантодеи†; например, *Акантоды*.

(4) Плагиостоми.

(*a*) Селахии; *например,* многие вымершие и все ныне живущие акулы и рыбы-собаки.

(*b*) Батоидеи; *например,* коньки и скаты.

(5) Голоцефалы; например, *химера* и *каллоринхус*.

(ii.) ТЕЛЕОСТОМИ; *например,* такие хорошо известные рыбы, как окунь, треска, лосось и сельдь, а также менее известные "ганоиды", живые и вымершие.

(1) Кроссоптеригии; например, *Полиптерус*.

(2) Хрящевые ткани; *например,* осетровые (*острее*).

(3) Голостеи; *например,* носовой плавник (*Amia*) и большая щука (*Lepidosteus*).

(4) Костистые; *например,* окунь, треска, лосось и т.д.

(iii.) ДИПНЫЕ; например, *неоцератоды, протоптерусы* и *лепидосирены*.

Приложение к классу Рыб.

(i.) PALAEOSPONDYLIDAE†; например, *Palaeospondylus*.

(ii.) ОСТРАКОДЕРМИЯ†.

(1) Гетерострацисты; например, *Птераспис*.

(2) Остеострации; например, *Цефаласпис*.

(3) Анаспида; например, *Биркения*.

(iii.) АНТИАРХИ†; например, *Птерихтис*.

(iv.) ARTHRODIRA†; например, *Коккостей, Динихтис*.

† Полностью вымерли.

Рыбы, включенные в состав телеостоми, ранее были разделены на две группы: ганоидеи, включая кроссоптеригий, хондростей и голостей с их многочисленными ископаемыми союзниками; и костистые. Живые ганоиды согласуются друг с другом и отличаются от костистых костей наличием кишечного спирального клапана и артериального конуса. Трудно, однако, разделить эти две группы, поскольку в каждой группе есть живые формы,

которые имеют тенденцию приближаться к другой; и многочисленные ископаемые роды, о мягких частях которых ничего не известно, во многих отношениях занимают промежуточное положение между ними. Положение и взаимоотношения Palaeospondylidae, остракодермий, антиархий и артродир очень неопределенны. Palaeospondylidae были включены в Cyclostomata или, во всяком случае, считались более или менее тесно связанными с этой группой, в то время как отсутствие парных плавников и очевидное отсутствие челюстей позволяют предположить, что остракодермы занимают промежуточное положение между Cyclostomata и Gnathostomata.[120] С другой стороны, артродиры либо рассматриваются как независимая группа рыб, либо включены в число двукрылых. В последнем случае дипнои делятся на Arthrodira и Sirenoidei, последняя упомянутая группа включает *Neoceratodus, Protopterus* и *лепидосирена*и их вымерших союзников.

ГЛАВА VI

ВНЕШНИЕ ПРИЗНАКИ CYCLOSTOMATA И РЫБ

ВНЕШНИЕ ПРИЗНАКИ—ОКРАСКА—ЯДОВИТЫЕ ЖЕЛЕЗЫ И ЯДОВИТЫЕ ШИПЫ—ФОСФОРЕСЦИРУЮЩИЕ ОРГАНЫ.

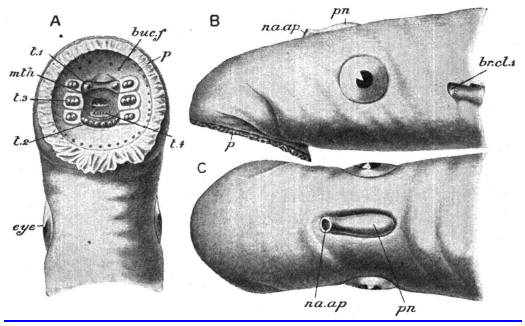


Рис. 91.—*Петромизон маринус*. **A**, вентральный; **B**, боковой; и **C**, спинной, вид головы. *бр.кл.1*, Первая жаберная щель; *буквaf*, щечная воронка; *глаз*, глаз; *mth*, рот; *na.ap*, носовое отверстие; *p*, сосочки; *pn*, область шишковидной железы; t^1, t^2, t^3, зубцы щечной воронки; t^4, зубцы на языке. (От Паркера и Хасвелла, в честь У. К. Паркера.)

У всех Cyclostomata тело имеет форму угря, голова и туловище почти цилиндрические, а хвост несколько сплюснут из стороны в сторону. У *петромизона* голова заканчивается направленной в вентральном направлении воронкообразной впадиной - буккальной воронкой, - в крыше которой расположен относительно небольшой рот (рис. 91, А). Край воронки окаймлен рядом коротких сосочков, но у карп—рыб (*миксин* и *бделлостома*), где буккальная воронка не развита, по обе стороны рта присутствуют более длинные структуры, похожие на щупальца. На верхней поверхности головы находится единственная срединная ноздря, или носогипофизарное отверстие, расположенное между глазами у миног (рис. 91, Б, В), но на переднем крае головы у *миксины* и ее союзников (рис. 92). У живых миног за носовым органом можно заметить полупрозрачный участок кожи, который

совпадает с положением более глубоко посаженного теменного глаза. На каждой стороне тела, начинаясь на небольшом расстоянии позади глаза, находится ряд небольших и почти круглых жаберных щелей (*Петромизон*, *Бделлостома*). У *миксины*, однако, щели с каждой стороны имеют по одному общему внешнему отверстию, расположенному на брюшной стороне тела и на некотором расстоянии позади головы (рис. 92, А). На стыке туловища с хвостом находится задний проход, за которым находится сосочек, несущий на своем конце мочеполовое отверстие. Парных конечностей или остатков таких органов нет. Срединные плавники представлены у миног передним спинным плавником и задним спинным плавником, последний является непрерывным с хвостовым плавником, который окаймляет верхний и нижний края протоцеркального хвоста. У *миксины* присутствует только хвостовой плавник, окружающий кончик хвоста.

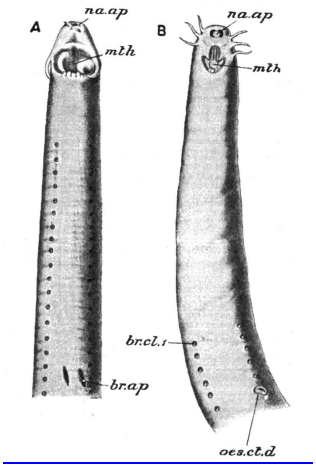


Рис. 92.—Головка *миксины клейкой* (**A**) и *Bdellostoma forsteri* (**B**) снизу. *br.ap*, левое наружное жаберное отверстие; *br.cl.1*, первая жаберная щель; *mth*, рот; *na.ap*, носовое отверстие; *oes.ct.d*, кожно-пищеводный проток. Меньшие отверстия в А - это отверстия слизистых желез. (От Паркера и Хасвелла, в честь У. К. Паркера.)

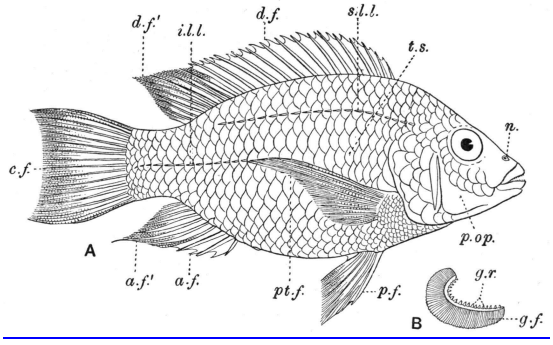


Рис. 93.—*Куколка тилапии*. Чтобы показать внешние признаки акантоптеригиевого костистого тела. **A**, вид сбоку; **B**, первая жаберная дуга. *a.f*, остистая часть анального плавника; *a.f*^{1}, мягкие лучи; *c.f*, хвостовой плавник; *d.f*, остистая часть спинного плавника; *d.f*^{1}, мягкие лучи; *g.f*, жаберные нити; *g.r*, жаберные щупальца; *i. l.l*, нижняя боковая линия; *n*, ноздря; *p.f*, брюшной плавник; *p.op*, предплечье; *pt.f*, грудной плавник; *s.l.l*, верхняя боковая линия; *t.s.*, поперечный ряд чешуи. (Из Буленжера.)

У рыб характерная форма тела более или менее напоминает веретено, сужающееся с каждого конца и несколько сплюснутое из стороны в сторону; и, как правило, три области тела — голова, туловище и хвост — почти незаметно переходят друг в друга (рис. 93, А). Тем не менее, у разных Рыб существует большое разнообразие форм. Сравните, например, удлиненную цилиндрическую форму угрей (которая, возможно, связана с их привычкой забираться в норы и расщелины и с их волнообразными, змееподобными движениями при плавании); сжатую, лентообразную форму рыб-лентяев (Trachypteridae); уплощенные тела тех рыб, которые обычно живут и передвигаются по дну, таких как коньки и скаты; тонкие, сжатые с боков тела, часто почти достигающие высоты в длину, плоских рыб (Pleuronectidae) и других. которые всегда плавают и отдыхают либо с правой, либо с левой стороны; почти сферические рыбы-глобусы (*тетродон*), которые часто пассивно плавают в воде; и необычные прямоугольные, похожие на гроб рыбы-сундуки (*остракион*). Существуют также значительные различия в относительных пропорциях трех областей тела у разных рыб, о чем свидетельствуют огромные размеры и гротескный вид головы рыбы-удильщика (*Lophius*); огромное высокое туловище и укороченный хвост рыбы-солнца (*Orthagoriscus*); и короткое высокое туловище и длинный хвост *Notopterus* (рис. 334).

По своему внешнему виду голова, возможно, отличается у разных рыб больше, чем любая другая часть тела. Длинная и уплощенная у коньков и скатов, голова становится короткой и высокой у большинства голоцефалов и у многих костистых, или имеет форму тупого конуса, как у таких двукрылых, как *Protopterus* и *Лепидосирен*; или становится длинной и заостренной, как у североамериканской "гарпунной щуки" (*Lepidosteus*); или, наконец, как у акулы-молота (*Сфирна*), голова может сильно расширяться в стороны, неся глаза. на их концах (рис. 256, Б). Помимо относительной формы и размера, внешний вид головы может быть дополнительно изменен тонкостью покрывающей ее лишенной чешуи кожи, которая легко позволяет видеть сквозь нее поверхность и контурные линии костей черепа, как у Crossopterygii и у таких костистых особей, как силуроидные роды *Clarias* и *Callichthys*; или кожа, даже лишенная чешуи, может быть настолько толстой, что снаружи едва видны какие-либо кости. Экзоскелет, будь то в виде чешуи или костных пластинок, может в разной степени распространяться на поверхность головы в различных костистых частях или даже может охватывать почти всю голову. Когда, как это нередко бывает (*например,* у многих скорпенид), некоторые кости черепа превращаются в выступающие шипы, голова приобретает необычайно грозный вид (рис. 424).

Рот сильно отличается по размеру и положению. У существующих эласмобранксов она обычно имеет форму полумесяца и всегда расположена вентрально, но у некоторых примитивных ископаемых представителей группы, таких как *кладоселаши*палеозоя, она передняя и концевая. У осетровых и других живых хондростей рот расположен вентрально. У двукрылых рот также вентральный, но находится вблизи оконечности морды. Как правило, рот конечный или почти конечный у живых кроссоптеригий и голостей, а также у подавляющего большинства костистых, хотя у последней группы он иногда отчетливо вентральный, особенно когда развито рыло, и иногда может смотреть вверх из-за выступа нижней челюсти перед верхней. Ярко выраженный "клюв" иногда образуется за счет выдвижения вперед обеих челюстей, как у щуки-карпа (*Lepidosteus*), в результате чего вертикальный зев рта значительно увеличивается, но у некоторых костистых рыб клюв может быть результатом выдвижения вперед только одной челюсти, верхней у меч-рыбы (*Xiphias*) и нижней у "Полуклюва" (*Hemirhamphus*). Дальнейшую модификацию следует отметить у многих костистых костей, у которых из-за удлинения вперед и наклона

скелетных опор челюстей рот находится на конце более длинного или короткого носикообразного клюва и поэтому обычно очень мал. Это имеет место у "Морского конька" (*Hippocampus*), рыб-трубачей (*Syngnathus*), "Флейтообразных" (*Fistularia*) и рыб-трубачей (*Centriscus*), и особенно у некоторых видов африканского семейства Mormyridae, у которых пористый рот находится на конце длинного, сужающегося, загнутого книзу хоботка (рис. 330). У многих костистых костей рот может выпячиваться и отводиться по желанию скользящим движением костей верхней челюсти (предчелюстных костей) на передних костях черепа, на которые они опираются. С этой точки зрения беззубый рот осетра еще более примечателен. При движении вперед или назад элементов, образующих верхнюю половину подъязычной дуги (подъязычно-нижнечелюстной и симплектической), рот может выдвигаться вниз с нижней стороны головы наподобие носика, когда Рыба кормится, и впоследствии втягиваться. У многих рыб передняя часть головы вытянута вперед над ртом и челюстями в форме трибуны или "рыла"; фактически, брюшное положение рта у Рыб обычно обусловлено ростом рыла. Эта особенность более или менее характерна для большинства косолапых, у которых морда образует разрез-вода нависает над ртом. У голоцефалов морда короткая и тупая, за исключением *Харриотты*, у которой она заостренная и необычно длинная. Среди хондростей осетр обладает исключительно массивным рылом, длина и форма которого различаются у разных видов. У родственного *полиодона* тонкая, уплощенная, ложкообразная морда составляет едва ли менее одной четвертой длины тела (рис. 289).

Простые или разветвленные тактильные нити, или "усики", присутствуют на разных частях головы у многих телеостоми, иногда на подбородке или около него, как у некоторых гадидовых, таких как пикша и треска, или на нижней поверхности морды, перед ртом, как у осетровых. У силуридов (рис. 356), где они встречаются в области верхней и нижней челюстей и даже между ноздрями, эти структуры часто замечательно развиты.

Глаза рыб обычно очень большие. Обычно они расположены по бокам головы, но у "Звездочетов" (*Uranoscopus*) они находятся на верхней поверхности и близко друг к другу. У пучеглазых *Периофтальмус* глаза, кажется, выступают из орбит, а у разновидности карпа, Золотой рыбки (*Cyprinus auratus*), выступ настолько заметен, что глаза кажутся как бы на стебельках. У некоторых видов, обитающих либо в пещерах, либо на очень больших океанических глубинах, глаза становятся рудиментарными и прячутся под кожей или даже покрыты чешуей (рис. 430).

У Elasmobranchs и Dipnoi органы обоняния сохраняют свое примитивное положение в виде ямкообразных мешочков на вентральной поверхности морды, непосредственно перед ртом. У двукрылых (например, у *протоптеруса*) каждый обонятельный мешок имеет два отверстия, из которых одно, внешняя ноздря, расположено на нижней поверхности рыла, в то время как другое, внутренняя ноздря, открывается через верхнюю губу в ротовую полость — особенность, уникальная среди рыб. Кроме того, почти у всех телеостоми каждый мешок имеет две ноздри, которые, однако, расположены либо на верхней поверхности, либо по бокам передней части головы и не сообщаются со ртом.

Непосредственно за головой у Elasmobranchs или под ее задней частью у всех других рыб расположены наружные отверстия жаберных щелей. В первой группе эти отверстия видны снаружи в виде ряда узких вертикальных щелей, но во второй они сообщаются с внешней средой, открываясь с каждой стороны в общую жаберную полость, наружная стенка которой образована подвижной лоскутоподобной складкой со свободным задним краем и особым внутренним скелетом из хрящевых лучей или костных пластинок и стержней, жаберной крышкой или крышечкой (рис. 161, Б). За свободным краем крышечки находится щелевидное отверстие, жаберное отверстие или наружное жаберное отверстие, которое изгибается сверху вниз и вперед по направлению к подбородку и соединяет жаберную полость с внешней поверхностью. Через это отверстие вода, которая проникла через рот, прошла через жаберные щели и омыла жабры, находит свой выход из тела. Пространство на вентральной стороне головы между двумя половинами нижней челюсти и между двумя наружными жаберными отверстиями называется "перешейком". Размер наружного жаберного отверстия сильно различается у разных рыб в зависимости от того, в какой степени свободный жаберный край срастается снизу с перешейком или сзади с боковой частью головы. Таким образом, отверстие может простираться от подбородка спереди вверх и назад к дорсальной поверхности головы, или оно может быть уменьшено до немногим большего, чем простая пора, расположенная на какой-либо части оперкулярного края (например, *гиппокамп*); или, как у *Symbranchus*, уменьшенные поры с противоположных сторон могут сливаться на дне горла в общее срединное отверстие.

У эласмобранчей и двуперстных клоакальное отверстие всегда расположено на стыке туловища с хвостом. Однако у телеостоми, где кишечник имеет отдельное наружное отверстие или задний проход, отличное от отдельных или объединенных мочеполовых протоков и расположенное перед ними, задний проход может либо сохранять свое первоначальное положение вблизи соединения туловища и хвоста, либо занимать почти любое промежуточное положение между этой точкой и горлом.

Большинство рыб обладают как срединными, так и парными плавниками (рис. 93, А). С эволюционной точки зрения срединные плавники имеют гораздо большую древность, чем парные. Они появляются раньше последних в эмбриональном развитии, а у головохордовых и таких низших черепных костей, как Cyclostomata, это единственные существующие плавники. Изолированные срединные плавники большинства Рыб представляют собой прерывистые остатки примитивно непрерывной структуры, которая, простираясь подобно бахроме вдоль срединной линии спины, отсюда продолжалась вокруг конца хвоста и вперед по брюшной поверхности до клоакального или анального отверстия. Это примитивное состояние, которое, как мы видели, характерно для Amphioxus, также очень распространено у эмбрионов и личинок рыб (рис. 238 и 309) и более или менее полностью сохраняется у двукрылых и у многих взрослых костистых, особенно у тех видов, у которых тело сильно удлинено и передвижение осуществляется за счет змеевидных боковых изгибов, как у угрей (Anguillidae), и у других, которые либо в силу своего квазипаразитического, либо симбионтного образа жизни (например, *Fierasfer acus*), или по причине специфической среды обитания, как у некоторых глубоководных рыб (рис. 430), отличающихся сохранением многих личиночных признаков. Однако в более общем плане непрерывность плавника прерывается, и та его часть, которая окружает кончик хвоста, первой отделяется от остальных в виде хвостового плавника (рис. 429). При дальнейших перерывах оставшаяся спинная часть может разделиться на два или три изолированных спинных плавника (рис. 398) или даже на серию изолированных плавничков; аналогично также с брюшной частью

или анальным плавником; или, не подвергаясь разделению, оба плавника могут уменьшиться в длине до степени, которая сильно различается у разных рыб, и сохраниться в виде отдельных спинного или анального плавников. Но даже когда средний плавник уменьшается в длине из-за атрофии или становится разделенным из-за нарушения его целостности, невидимые снаружи поддерживающие радиальные элементы часто остаются, чтобы доказать изначально большую длину плавника или непрерывность его отделенных остатков.

Подобно срединным плавникам, парные плавники также можно рассматривать как прерывистые остатки первоначально непрерывного *бокового* плавника, который простирался вдоль каждой стороны тела от головы до жерла, и от которого теперь остались только передняя и задняя части в виде грудных и брюшных плавников. Грудные плавники редко отсутствуют у существующих Рыб, а когда они присутствуют, то всегда расположены сразу за жаберными расщелинами, где, как и у большинства телеостоми, часто можно увидеть очертания поддерживающего их грудного пояса. Они сильно различаются по форме и размеру у разных рыб, а у Эласмобранчей крупнее, чем у большинства других. У некоторых представителей последней группы, коньков и скатов, у которых слабо развитый хвост, вероятно, бесполезен как орган опорно-двигательного аппарата, грудные плавники исключительно большие, образующие широкие треугольные лопасти, широкие основания которых продолжаются по бокам тела от передней части головы почти до начала брюшных плавников, и, таким образом, по внешней форме, если не по внутреннему строению, имитируют вновь приобретенные непрерывные боковые плавники. За исключением нескольких случаев, телеостоми имеют относительно небольшие веерообразные или лопастеобразные грудные плавники, и обычно снаружи видна только та часть каждого плавника, которая поддерживается кожными лучами-плавниками. Однако у кроссоптеригий каждый плавник, по-видимому, состоит из центральной доли, покрытой чешуей и окруженной периферической бахромой из лучей-плавников, и поэтому описывается как "лопастной" плавник (рис. 279). Когда центральная лопасть значительно увеличивается в длину, но уменьшается в ширину, плавник становится остролопастным. Подобный тип плавника присутствует у двукрылых, но у *Protopterus* и *Lepidosiren*из-за длины и узости центральной лопасти, а также уменьшения или подавления краевой бахромы грудные элементы принимают вид длинных сужающихся нитей (рис. 304).

Несмотря на то, что брюшные плавники, как правило, меньше по размеру, они имеют общее сходство с грудными плавниками, но в определенных группах, особенно у костистых, они подвержены чрезвычайным изменениям положения и, как будет показано ниже, гораздо более склонны к проявлению эффектов адаптивной модификации и дегенерации. Они присутствуют у всех существующих рыб, за исключением крестокрылых *Calamichthys* и некоторых костистых, и, за исключением костистых, они неизменно сохраняют свое примитивное положение вблизи соединения туловища с хвостом и непосредственно перед клоакальным или анальным отверстием; в этом положении их называют "брюшными". У других костистых плавники смещаются вперед и оказываются непосредственно под грудными мышцами (рис. 415), когда их называют "грудными", как у скумбрии (Scombridae) и ставриды (Carangidae); или даже перед грудными плавниками на нижней поверхности горла, когда их называют "яремными", как у трески и других гадидовых (рис. 398).

Как срединный, так и парный плавники поддерживаются внутренним скелетом, состоящим (i.) из ряда хрящевых или костных стержнеобразных радиальных элементов или птеригиофоров для поддержки внутренней или проксимальной части плавников и (ii.) из ряда роговых волокон или костных кожных лучей плавников, которые выполняют аналогичную функцию для внешней или дистальной части. Радиальные элементы, однако, никогда не видны снаружи, даже когда, как у большинства прямокрылых, они поддерживают большую часть плавников, поскольку они покрыты плавниковыми мышцами и кожей; и в той же группе, где роговые волокна завершают скелет плавника, они тоже покрыты остистой кожей и, следовательно, не представляют внешних свидетельств своего существования. У телеостоми заметное уменьшение количества и длины радиальных элементов парных плавников и слияние тех, что относятся к срединным плавникам, с прилегающими мышцами стенки тела, в результате чего кожные плавниковые лучи с их тонким покровом прозрачной и обычно лишенной чешуи кожи становятся очевидными чертами внешнего вида Рыбы и, по-видимому, единственной опорой плавников.

Кожные плавниковые лучи телеостоми имеют очевидное различие между шипами и мягкими лучами (рис. 93, A). Первые представляют собой прочные, жесткие и неразветвленные структуры, заостренные на своих свободных дистальных концах, которые в разном количестве у разных родов и видов поддерживают передние части спинного, анального и брюшного плавников. Мягкие лучи гибкие, разветвленные дистально и обычно имеют поперечно-сочлененную структуру; когда они присутствуют в сочетании с шипами, они неизменно располагаются позади последних. Наличие обоих видов плавниковых лучей или только мягких лучей является одним из наиболее очевидных различий между костистыми группами Acanthopterygii и Malacopterygii, хорошо известными примерами которых являются окунь и лосось соответственно. Мощные шипы часто развиваются перед спинным плавником у многих ныне живущих и вымерших эласмобранксов и, под общим названием "ихтиодорулиты", представляют собой единственные ископаемые остатки многих вымерших родов девона и каменноугольного периода.

Хвостовой плавник и концевая часть хвоста демонстрируют интересные модификации, которые в высшей степени характерны для определенных групп рыб. На эмбриональной и ранней личиночной стадиях большинства рыб сужающаяся хвостовая оконечность сохраняет свое совпадение с осью тела и разделяет хвостовой плавник на две равные части, спинную и брюшную доли, причем обе они проходят непрерывно вокруг кончика хвоста; и это состояние, которое, безусловно, является наиболее примитивным, называется "протоцеркальным" или "дифицеркальным" (рис. 238 и 309). Такой симметричный хвост, как мы видели, сохранился у Cyclostomata, а также присутствовал у некоторых вымерших палеозойских акул (например, у *Pleuracanthus*), но можно усомниться в том, что у какой-либо существующей рыбы хвост действительно является примитивным дифицерковым. Дипнои (рис. 304) и кроссоптеригии, включая ископаемых представителей обеих групп и, возможно, несколько костистых, по-видимому, приближаются к этому условию; но ни в коем случае нельзя быть уверенным, что кажущаяся симметрия примитивна и не была приобретена вторично. У других рыб конечная часть хвоста, включая также его часть позвоночного столба, загнута вверх и окаймлена по верхней границе редуцированной спинной лопастью хвостового плавника, которая, тем не менее, сохраняет свою непрерывность с брюшной лопастью вокруг кончика хвоста. Последний, или, скорее, его задняя часть, сильно развита, но из-за удлинения наклоненной вверх хвостовой оси за его пределы спинная лопасть кажется длиннее брюшной, и, следовательно, наблюдается заметное нарушение симметрии

между верхним и нижним отделами хвостового плавника (рис. 253, А). Остракодермы, все ныне живущие и почти все вымершие эласмобранксы, акантодеи, голоцефалы, некоторые вымершие дипнои, а среди телеостоми, живые хондростеи и некоторые вымершие кроссоптеригии, представляют собой примеры этого несимметричного или гетероцеркального типа хвоста. Третий тип - "гомоцеркальный". У этого вида хвостовой плавник внешне выглядит как бы идеально симметричным, опорные лучи плавника расходятся от тупого конца хвоста таким образом, что продолжение оси тела, по-видимому, разделяет плавник на равные по размеру и непрерывные верхнюю и нижнюю лопасти (рис. 343). Вскрытие, однако, показывает тот факт, что конечная часть позвоночного столба загнута вверх, как у гетероцеркального хвоста, и что, хотя спинная доля почти рудиментарна, брюшная доля чрезвычайно развита, а ее опорные лучи настолько наклонены назад параллельно оси тела, что образуют практически весь хвостовой плавник, за исключением спинной каймы, которая образована несколькими оставшимися плавниковыми лучами спинной доли (рис. 140). Таким образом, гомоцеркальный хвост - это замаскированный гетероцеркальный хвост. Это особенно характерно для костистых, и к нему вплотную подходят голостейные роды *Lepidosteus* (рис. 299) и *Amia*, которые предлагают интересный переход от гетероцеркальных к гомоцеркальным типам; и, что достаточно странно, даже гетероцеркальный хвост палеозойской акулы *Cladoselache* (рис. 249), похоже, претерпел некоторую степень независимой специализации в том же направлении. Гомоцеркальный хвост демонстрирует большое разнообразие формы у разных костистых костей, иногда он округлый или ланцетовидный, а иногда имеет глубоко раздвоенный задний край. Одна из ленточных рыб, *Trachypterus taenia*, отличается тем, что хвостовой плавник расположен на спинной стороне кончика хвоста и направлен вверх наподобие веера. У некоторых костистых костей, опять же, нет заметного отклонения вверх конечной части позвоночной оси, и лучи хвостового плавника, по-видимому, происходят в равных пропорциях от спинной и брюшной долей плавника (рис. 414). Этот явно дифицерковый хвост, вероятно, является вторичным приобретением и может рассматриваться как следствие атрофии конечной части позвоночного столба и последующего слияния спинной и брюшной долей хвостового плавника вокруг оконечности более или менее укороченного хвоста. Возможно даже, что у некоторых рыб собственно хвостовой плавник полностью атрофировался, и что видимый хвостовой плавник действительно был сформирован в результате аналогичной модификации, затронувшей задние части спинного и анального плавников. У вымерших родов кроссоптеригий, *Coelacanthus*, *Diplurus* и *Undina* (рис. 278), есть свидетельства того, что последняя модификация действительно имела место, поскольку атрофирующаяся концевая часть хвоста с остатками первоначального хвостового плавника все еще сохраняется в качестве аксиального продолжения между вторично сформированным хвостовым плавником и даже за его пределами. К этому вторичному дифицерковому хвосту был применен термин "гефироцерковый". Видимый дифицерковый хвост многих рыб, и особенно костистых, на самом деле представляет собой гефироцеркальную структуру. Наследственная эволюция различных типов хвостовых плавников кратко описана в эмбриональных историях их обладателей. Гетероцеркальному состоянию взрослой рыбы всегда предшествует переходная эмбриональная дифицеркальная стадия: с той же отправной точки гомоцеркальное состояние достигается после прохождения гетероцеркальной стадии; в то время как гефироцеркальное состояние, возможно, происходит путем дегенерации от любого из других.

Нормальная функция плавников, как срединных, так и парных, связана с передвижением в форме продвижения вперед, рулевого управления или балансирования, но у многих рыб плавники могут быть по-разному модифицированы и приспособлены для совершенно разных целей; и особенно это касается доминирующей группы существующих рыб — костистых. Итак, приведем несколько примеров: первый спинной плавник рыб-присосков (*Remora*, *Echeneis*) образует головную присоску, с помощью которой Рыба прикрепляется к акулам и черепахам (рис. 421); или, как у рыбы-удильщика (*Lophius*), его передние лучи сильно удлинены и заканчиваются лопастями, которые служат приманкой для привлечения добычи, которой питается животное; опять же, у некоторых глубоководных рыб спинной плавник сильно удлинен. , подобно грудному и хвостовому плавникам других обитателей аналогичной среды обитания, образует длинные тянущиеся нити, использование которых, вероятно, тактильно. У пелагической молоди многих костистых, таких как некоторые ленточные рыбы и ставриды (*Caranx*), некоторые плавниковые лучи также вытянуты в похожие нити. Грудные плавники чрезвычайно удлинены и напоминают крылья у летучих рыб (*Exocoetus*) и, наподобие парашюта, служат для поддержания Рыбы в ее прыжках по воздуху. Они также аналогичным образом модифицированы для аналогичной цели у так называемых Летающих птиц (*Dactylopterus volitans*). Грудные плавники также могут использоваться для передвижения по суше, как у африканского и восточно-индийского бычка (*Periophthalmus*), у которого плавники большие и мускулистые и прижаты к земле подобно лапам, позволяя рыбе прыгать по илистым или песчаным отмелям, обнаженным отступающим приливом, в погоне за мелкими ракообразными, которыми она питается. У других костистых некоторые лучи грудного плавника отделяются от остальных и друг от друга и образуют свободные структуры, похожие на щупальца, использование которых, вероятно, носит тактильный характер. У гурнард эти органы относительно короткие и толстые, но у других рыб они могут образовывать длинные тонкие нити, вдвое длиннее животного и способные перемещаться независимо от плавника, как у западноафриканских и вест-индийских видов Polynemidae (*Pentanemus quinquarius*). Подобные свободные лучи также присутствуют у некоторых глубоководных скопелид, таких как *Bathypterois dubius*, где они почти такие же длинные, как сама Рыба (рис. 371, Б). Известной модификацией брюшных плавников у нескольких костистых является их сращивание и более или менее полное превращение в расположенный на брюшной поверхности присоскоподобный орган прикрепления, как у обыкновенного комкохвоста (*Cyclopterus*) и бычков (*Gobius*). У пестрой чилийской рыбы, *Sicyases sanguineus* (рис. 428), передняя часть огромной брюшной присоски поддерживается яремными брюшными плавниками, а задняя часть - продолжениями грудного пояса. У некоторых карповых (например, у *гастромизона*, который часто встречается в быстротекущих горных реках Борнео) вся брюшная поверхность туловища в сочетании с направленными наружу и горизонтально грудными и брюшными плавниками модифицирована для образования эффективной клейкой поверхности для прикрепления Рыбы к камням на дне реки[121] (рис. 355). У самцов Elasmobranchs, за исключением палеозойской акулы *Cladoselache*и голоцефалов, задние части брюшных плавников модифицированы для формирования органов совокупления, класперов, миксиптеригий или крыловидных ножек. Наконец, можно упомянуть, что шипы, часто длинные, заостренные, а иногда и зазубренные, которыми снабжены парный и срединный плавники многих рыб, представляют собой грозные органы нападения или защиты, особенно когда они связаны с ядовитыми железами, а также что у отнюдь не незначительного числа костистых костей шипы могут составлять часть стридулирующего голосового механизма.

У разных рыб грудные и брюшные плавники, а также срединные плавники по отдельности могут отсутствовать из-за атрофии. Грудные плавники редко отсутствуют: тем не менее, у некоторых видов Syngnathidae и, например, у большинства Muraenidae эти плавники полностью отсутствуют. Брюшные плавники гораздо менее постоянны и часто отсутствуют у целых семейств, как, например, у трубчатых рыб (Syngnathidae), "Электрических угрей" (Gymnotidae) и настоящих угрей (Anguillidae), а также у шаровидных рыб и рыб-дикобразов (*Tetrodon*, *Diodon*), а также у определенных родов семейств, где они обычно присутствуют, как, например, у некоторых моллюсков (Blenniidae) и у Ophidiidae . Даже при наличии брюшные плавники часто редуцированы до простых остатков в форме нитей, как у некоторых гадоидных (Gadidae) и ленточных рыб, или представлены только парой защитных шипов, как у некоторых колюшек (*Gastrosteus*), или даже одним позвоночником (Balistidae). Полное угнетение брюшных плавников или их редуцирование до рудиментарных остатков, по-видимому, часто встречается у рыб, которые живут в иле или способны проводить более длительное или более короткое время в почве, периодически пересыхающей в жаркое время года, как у некоторых Cyprinodontidae и у видов таких тропических семейств костистых, как Ophiocephalidae, Galaxiidae и Siluridae. Подавление спинного плавника очевидно у голосоухих, а анального - у ленточных рыб. У некоторых представителей последнего семейства, например, у редкого британского гостя - рыбы-веслоноса (*Regalecus banksii*) и у морского конька (*Hippocampus*), у которого хвост становится хватательным органом для обвивания водорослей, когда животное не плавает, в остальном удивительно постоянный хвостовой плавник отсутствует.

Начальную стадию дегенерации срединных плавников можно наблюдать у многих лососевых и силурид, при которой задний отдел спинного плавника уменьшается в размерах, теряет свои плавниковые лучи, обрастает большим количеством жира в своем веществе и превращается в "жировой плавник".

"Боковая линия" является заметной чертой во внешнем облике большинства рыб. Первоначально развитые в поверхностном эпидермисе кожи в виде линейных участков изолированных и часто сегментарно расположенных скоплений чувствительных клеток, эти органы впоследствии внедряются для защиты в эпидермальную выстилку либо открытой бороздки, либо закрытого канала, проходящего вдоль каждой стороны туловища и хвоста, и продолжаются на более открытые части каждой стороны головы в форме более сложной системы разветвляющихся борозд или глубоко расположенных и внешне незаметных каналов. Ход боковой линии, как правило, можно легко обнаружить невооруженным глазом, и, даже когда он не различим иным образом, его можно проследить по ряду простых или множественных пор, через которые через определенные промежутки канал сообщается с внешней поверхностью (рис. 93, А), а часто также по полосе окраски на туловище и хвосте, отличной от окраски остального тела.

Окраска.

Вопреки распространенному мнению, можно усомниться в том, что какие-либо животные, даже Насекомые или Птицы, могут соперничать с живыми Рыбами по яркости и изменчивости их окраски. Природа их среды обитания, быстрое исчезновение естественных оттенков после смерти и тот факт, что музейные образцы, как бы тщательно они ни хранились, имеют лишь призрачное сходство с окраской живого животного, без сомнения,

являются причиной преобладающего невежества относительно необычайной степени, до которой может развиваться окраска у значительного числа рыб. Подобно большинству северных форм жизни, рыбы наших собственных морей, рек и озер менее заметны по яркой окраске, чем рыбы тропического или субтропического климата, хотя такие знакомые нашим морям и пресноводным костистые рыбы, как макрель, лосось и форель, самцы колюшки и драконы, некоторые гурнарды (Triglidae) и губаны (Labridae), опа, или камчатская рыба (*ламприс луна*) и многие другие, являются заметными исключениями. Яркость окраски наиболее заметна у костистых: почти у всех других рыб окраска более однородная, обычно сдержанная и часто мрачная, с не большим разнообразием, чем обеспечивается наличием темных пятен или полос на более светлом фоне, или *наоборот*, или более светлым цветом брюшной поверхности по сравнению со спинной. В костях все ресурсы цветообразования, пигментации, отражения и переливчатости посредством оптической интерференции в различных комбинациях используются для получения различных оттенков, в то время как доминирующий основной цвет часто разнообразится наличием полос, перевязей или полосок, продольных или поперечных, или пятен разных оттенков, часто расположенных в ярких и замысловатых узорах.

Возможности окраски у этих рыб можно кратко проиллюстрировать несколькими примерами:—

У австралийской рыбы (*Plectropoma richardsoni*) преобладающий основной цвет тела - ярко-карминовый, с тенденцией к желтизне снизу, разнообразен на спине и боках ультрамариновыми пятнами почти сапфировой интенсивности.[122] Некоторые австралийские виды *Beryx* (*B. affinis* и *B. mülleri*)[123] имеют схожий основной цвет при свежепойманию, но с различными опалесцирующими оттенками, в основном синими и сиреневые отблески. У *Polynemus vereker*[124] основной цвет хромово-желтый с более темными отметинами, грудные и хвостовые плавники ярко-оранжевые, остальные плавники более светлого оттенка того же оттенка, и, напротив, длинные свободные нити грудных плавников ярко-алые. Бархатная рыбка (*Holoxenus cutaneus*), также обитающая в австралийских морях, имеет доминирующую окраску ярко-алой киновари или смеси киновари и оранжевого. Кожа не имеет чешуек и имеет необычный волосистый или бархатистый вид.[125] Однако именно у некоторых тихоокеанских триггерных рыб (например, у *Monacanthus*) и сундучных рыб (разновидность *остракиона*) эксцентричность окраски проявляется, пожалуй, наиболее поразительно, поскольку не только преобладающие цвета наиболее ярко описаны, но и наличие разноцветных полос, часто расположенных в сложных узорах, значительно усиливает великолепный и необычайно причудливый внешний вид этих рыб. Приведу одну иллюстрацию: у самца тасманской сундучной рыбы (*Ostracion ornatus*)[126] спина и бока тела травянисто-зеленые, а брюхо бледно-лимонное: хвостовой плавник оранжево-желтый, а остальные плавники нейтрального прозрачного оттенка. Бока туловища и головы пересекают широкие, неправильные и несколько прерывистые полосы ярчайшего ультрамариново-синего цвета, края которых резко очерчены темными шоколадно-коричневыми линиями. Две или три синие полосы на теле продолжаются до хвостового плавника, где они завиваются в характерные петлеобразные узоры. Лимонно-желтая часть брюшка дополнительно окрашена сетчатым рисунком бледно-голубого цвета. У самок, ранее считавшихся отдельным видом, основной цвет не зеленый, а бледно-розовато-серый, или голубоватый, с локальными оттенками более ярко выраженного розового, а брюхо чисто желтое. Синие полосы самца представлены у самки сравнительно непрерывными полосами насыщенного красновато-коричневого цвета, которые у оснований грудных и спинных плавников образуют неправильный спиральный узор. У обоих полов рисунок продольных полос никогда не бывает в точности одинаковым ни у одной из двух особей. Едва ли менее яркой является окраска этих костистых, особенно видов Pomacentridae и Chaetodontidae, которые часто встречаются на коралловых рифах Восточно-Индийского архипелага и Тихого океана и питаются коралловыми полипами, а также многими губанами (Labridae). Многие другие группы, такие, например, как перцидовые, цирритиновые и рыбы-трубки (Syngnathidae), включают виды, у которых окраска яркая и часто красивая, хотя и менее бросающаяся в глаза, чем у рыб, упомянутых выше. В качестве иллюстрации противоположной крайности в шкале окраски, между которой и только что описанными блестящими оттенками существуют все мыслимые градации, можно упомянуть бесцветный внешний вид тех рыб, которые, подобно кентуккийской слепушке (*Amblyopsis spelaea*), являются обитателями подземных рек; и, исключая несколько видов, у которых окраска почти блестящая, преобладают темные оттенки, темно-коричневые или черные, редко подчеркнутые пятнами, полосами или другими отличительными отметинами, у рыб, населяющих подземные реки. бездонные воды морских глубин.

Окраска рыб обусловлена наличием в дермальной части кожи (*а*) особых пигментсодержащих клеток (цветных мешочков, хромобластов или хроматофоров) и (*б*) своеобразной отражающей ткани, состоящей из иридоцитов.[127] Хроматофоры, вероятно, представляют собой разветвленные клетки соединительной ткани, в которых откладываются пигменты различных цветов. Красящие вещества, присутствующие в различных хроматофорах, являются красными, оранжевыми и желтыми, все из которых относятся к группе пигментов липохрома, или черными (группа меланина), но при комбинировании или смешивании хроматофоров разного цвета могут быть получены другие цвета. Таким образом, зеленый получается в результате смешивания желтого и черного в подходящих пропорциях; коричневый - в результате смешивания желтого и черного; а другие оттенки - в результате соответствующей смеси хроматофоров различных цветов. Как правило, мышцы рыб содержат очень мало гемоглобина, но при просвечивании через кожу случайное присутствие этого вещества в локализованных пятнах может привнести несколько красных пятен в общую окраску, как это имеет место у британской плоской рыбы *Lepidorhombus megastoma*.

Иридоциты состоят из гуанина, который по своим химическим реакциям очень напоминает гуанин, получаемый из гуано, и поэтому его следует рассматривать как дополнительную иллюстрацию использования продуктов выделения отходов для получения окраски у животных. При формировании иридоцитов гуанин откладывается в форме гранул, или округлых, многоугольных или звездчатых телец, или в виде сплюснутых пластинок. Рассматриваемые как фактор, участвующий в выработке цвета, главной особенностью иридоцитов является их непрозрачность и большая отражающая способность; и в зависимости от того, как от них отражается свет, результатом может быть мелово-белый или ярко-серебристый оттенок. Благодаря интерференции эти цветовые элементы также ответственны за призматические цвета и яркую переливчатость, которые проявляют многие Рыбы. Оптические свойства гуанина привели к его использованию в производстве искусственного жемчуга. "Essence d'orient", или "blanc d'ablette",[128] из которого изготавливают этот жемчуг, в основном в Париже, получают из чешуи уклейки (*Alburnus lucidus*), и на самом деле это гуанин, из которого состоят иридоциты этого карпообразного. Красивый металлический блеск радужной оболочки у многих рыб также обусловлен присутствием кристаллов гуанина.[129]

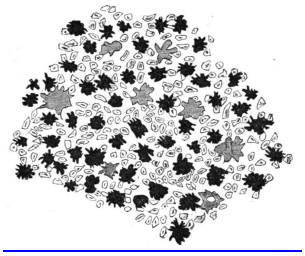


Рис. 94.— Элементы окраски кожи верхней стороны свежеубитой нормальной камбалы (*Pleuronectes flesus*), видимые в проходящем свете. Звездчатые черные тельца - это черные хроматофоры; серые тельца аналогичной формы представляют желтые хроматофоры; а маленькие серые пластинки - иридоциты. (От Каннингема и Макманна.)

Хроматофоры и иридоциты расположены в основном в двух слоях кожи, один снаружи чешуи, а другой на внутренней поверхности чешуи, между последней и нижележащими мышцами; и хотя два вида элементов окраски могут присутствовать в обоих слоях, их относительное обилие варьируется у разных рыб и в разных частях поверхности одной и той же рыбы. Там, где хроматофоров больше всего, обычно на спине, отражающая ткань относительно скудная, и *наоборот*. На боках и брюхе Рыбы место внутреннего слоя спинной поверхности может занимать "аргентум". Этот слой лишен хроматофоров и состоит из отражающей ткани, в которой иридоциты образуют непрерывный слой либо в виде гранул, либо в виде плотной сети палочковидных телец или многоугольных пластинок, соприкасающихся друг с другом, вместо того, чтобы быть менее многочисленными и более рассеянными, как на спине. Когда возникает переливчатость, это происходит из-за иридоцитов внешнего слоя кожи; мертвая белизна и серебристый блеск, с другой стороны, возникают из-за различных способов отражения падающего света от внутреннего слоя или серебра.

Относительному обилию хроматофоров, виду пигмента, который они содержат, и способу их распределения и смешивания в сочетании с различными отражающими свойствами или переливчатостью иридоцитов объясняется необычайное богатство и разнообразие окраски рыб.

Роль, которую играют различные элементы окраски в получении характерных цветов разных рыб, может быть проиллюстрирована двумя примерами.[130]

У обыкновенной путассу (*Gadus merlangus*) спина Рыбы темно-голубовато-серая; бока имеют красивую переливчатость и серебристый блеск, в то время как брюхо почти мертвенно-белое. Вкратце, эти проявления обусловлены тем фактом, что хроматофоры (черные и темно-желтые) наиболее многочисленны на спине, менее многочисленны по бокам и совсем отсутствуют на брюхе; в то время как переливчатый и серебристый вид боков обусловлен переливчатостью иридоцитов снаружи чешуи в сочетании с не переливающимися, но высоко отражающими свойствами слоя иридоцитов внутри чешуи; а мертвенно-белый цвет брюшка обусловлен различной отражающей способностью серебрянки и отсутствием хроматофоров в этой области.

У скумбрии (*Scomber scombrus*) распределение элементов окраски иное, поскольку они в основном расположены в более глубокой части кожи, внутри лиственных чешуек. Спина отмечена хорошо известными чередующимися волнистыми полосами черного и зеленого цветов; бока переливаются самыми яркими красками, меняя цвет от серебристого до желтого или красно-золотого, в зависимости от угла обзора Рыбы. Черные полосы на спине образуются в результате скопления черных хроматофоров и уменьшения количества желтых; зеленые полосы образуются в результате равного смешения желтого и черного. На спинной поверхности и боках Рыбы, там, где простираются цветные полосы, также имеется отражающий слой, внешний по отношению к хроматофорам, и этому слою присущи серебристое отражение и переливчатость. Исчезновение хроматофоров на брюшке, а также большая толщина и непрозрачность серебряного налета объясняют более светлый цвет и уменьшенную переливчатость и серебристый блеск этой части кожи.

Известно, что многие рыбы обладают способностью менять свой цвет, и у некоторых это изменение происходит быстро. Такие изменения происходят из-за падающего света, отраженного от окружающих поверхностей, воздействующего через органы зрения и нервную систему на хроматофоры разного цвета. Последние способны сокращаться и расширяться. Расширение любого определенного вида хроматофоров сопровождается диффузией их пигмента — черного, красного, оранжевого или другого цвета, в зависимости от обстоятельств, — и, в зависимости от количества и распределения затронутых хроматофоров, преобладающий оттенок или оттенки всего тела будут усилены, или будут образовываться только пятна, полосы, бляшки или приливы цвета. И наоборот, когда хроматофоры сжимаются, они могут уменьшаться до размеров простых точек и приводить к уменьшению яркости их соответствующих цветов или даже к изменению цвета, видя, что желтые хроматофоры становятся оранжевыми при сжатии, в то время как оранжевый или красный кажутся коричневыми или черными. Такого рода изменения цвета могут быть вызваны искусственно. Эксперименты с колюшками (*Gastrosteus*)[131], содержавшимися в стеклянных посудах со дном из черных или белых плиток, показали, что рыбы на белых плитках частично отбеливались, в то время как другие рыбы на фоне черных плиток сохраняли свою первоначальную окраску. Отбеленные рыбы, подвергнутые воздействию белых плиток в течение относительно короткого периода (от трех до десяти дней), как правило, восстанавливают свой первоначальный цвет при последующем перемещении на фон из черных плиток, но длительное воздействие прежних условий (от пяти до шести недель), по-видимому, делает приобретенный светлый цвет более или менее постоянным. Внутреннюю поверхность банки для ловли гольяна иногда окрашивают в белый цвет, чтобы приманка приобрела более светлый оттенок и, таким образом, стала более заметной в более глубокой и темной воде, где в изобилии водятся окунь и щука. Следовательно, цвет Рыбы может меняться в зависимости от окружающей среды; и, как вскоре будет показано, способность вызывать такие изменения в естественных условиях имеет для Рыб наибольшее значение различными способами.

Изменение окраски может происходить за счет образования новых хроматофоров под влиянием новых условий, и тогда оно происходит сравнительно медленно. Искусственное освещение непигментированной белой стороны камбалы (*Pleuronectes flesus*) с помощью зеркала вызывает образование хроматофоров и приводит к окраске, более или менее напоминающей верхнюю пигментированную сторону.[132] Подобное изменение иногда происходит как естественная вариация и тогда обычно связано со структурной деформацией в других отношениях.

Окраска также меняется в зависимости от возраста, пола, плохого состояния здоровья и даже от эмоций. Молодые или незрелые рыбы часто отмечены полосами, прутьями или цветными пятнами (*например,* характерные знаки молодых лососевых), которые, поскольку они исчезают, когда Рыба приближается к взрослому состоянию, возможно, являются остаточными следами предковой окраски; хотя, без сомнения, смена привычек и окружения иногда ответственны за такие изменения цвета, которые наблюдаются во время роста. Бросающаяся в глаза окраска - один из наиболее частых вторичных половых признаков, окраска самца ярче, чем у самки, особенно в период размножения. Было замечено уменьшение цвета искусственно вызванной пигментации нижней стороны камбалы, когда Рыба страдала от частичного удушья из-за временного прекращения подачи пресной воды, при этом нормальный цвет возвращался, когда недостаток был устранен. Похожая бледность была вызвана испугом, когда та же Рыба была потревожена.[133] Ночное изменение

окраски было зарегистрировано у тасманийского трубача (*Latris hecateia*).[134] В дополнение к оливково-зеленым продольным полосам, которые всегда заметны, ночью видны пять широких, расположенных поперечно, черноватых полос. В качестве иллюстрации важности зрения при изменении цвета можно упомянуть, что у особи этой Рыбы, живущей в аквариуме, которая была ослеплена, вероятно, крысой или кошкой, темные полосы сохранились навсегда.

Иногда происходят изменения окраски, которые либо не имеют заметной связи с возрастом, состоянием или окружением, либо вызваны одомашниванием; и у особей одного и того же вида часто наблюдается широкий диапазон цветовых вариаций, который иногда, но не всегда, связан с определенными местностями. У некоторых пресноводных рыб желтый цвет может заменить первоначальный оттенок (ксантохроизм). Обычно тускло-зеленоватый линь (*Tinca vulgaris*) иногда приобретает ярко-оранжево-желтый цвет. Другой карпообразный, обыкновенная золотая рыбка (*Cyprinus auratus*), в диком состоянии в Китае также имеет тускло-коричневый или зеленый цвет, но при одомашнивании приобретает в первый год жизни черный окрас (меланизм), затем серебристый оттенок и, наконец, яркий красно-золотистый окрас взрослой особи; иногда, но редко, Рыба-альбинос.

Значение определенной окраски у Рыб либо как средства маскировки и защиты от врагов, либо как средства, позволяющего им подкарауливать добычу, теперь можно проиллюстрировать несколькими примерами.

Как было показано ранее, окраску рыб можно искусственно изменять в зависимости от их окружения. Изменения подобного рода происходят естественным образом, и когда они имеют тенденцию ассимилировать оттенки Рыбы с преобладающими оттенками ее окружения и, следовательно, способствовать маскировке, мы имеем примеры того, что было названо переменным защитным сходством. Особи одного и того же вида различаются по цвету в зависимости от непрозрачности воды, в которой они обитают, становясь темнее в мутной или торфяной воде и ярче и светлее в более мелкой или прозрачной воде. Форель, пойманная в ручье с каменистым или песчаным дном, светлее по цвету, чем рыба, добытая в мутном ручье, и хорошо известно, что одна и та же рыба меняет цвет при переходе с одного фона на другой.[135] В озере в графстве Монаган, Ирландия, форель темнее с той стороны, которая ограничена болотом, но относится к красивой и резвой разновидности, обычно обитающей в быстрых песчаных ручьях на противоположной стороне, где дно каменистое; и каким бы узким ни было озеро, два вида форели, по-видимому, ограничивают его. сами отправляются в свои соответствующие районы.[136] Форель, добытая в ручье возле Айви-Бридж, стала намного светлее после загрязнения воды белой фарфоровой глиной.[137] В качестве иллюстрации необходимости предвидения таких изменений цвета можно упомянуть, что слепые рыбы не могут изменять свой оттенок таким защитным способом. Слепой тюрбо, обитающий на светлом песчаном дне, отличался от своих собратьев тем, что был намного темнее и бросался в глаза. Темная форель была замечена среди своих светлых собратьев в меловом ручье в Хэмпшире, но первые неизменно были слепыми, вероятно, из-за возраста, о чем свидетельствовал их больший размер.[138]

Из других форм защитного сходства можно сослаться на плоских рыб, питающихся снизу (Pleuronectidae), у многих из которых верхняя поверхность тела окрашена в различные оттенки коричневого, испещрена черными или светлыми крапинками или вкраплениями, что гармонирует с преобладающими оттенками песчаных берегов, которые обычно

являются местом их нагула. Потревоженные, эти Рыбы ищут укрытия и делают себя еще менее заметными, частично зарываясь в песок. У многих скатов, брюшная поверхность которых белая, спина покрыта пятнами и окрашена в соответствии с цветом морского дна, но в данном случае возможно, что преимущество заключается в том, что Рыба может подкарауливать проплывающую добычу, скрывая свое местонахождение.

Поразительные примеры защитной окраски встречаются среди трубочистов и морских коньков (Syngnathidae), которые обычно часто встречаются в зарослях *зостеры*, фукоидов и других морских водорослей. Британский вид трубочника (*Siphonostoma typhle*),[139] который обитает среди стеблей морской травы, *зостера* оливково-зеленого цвета и является типичным примером защитного сходства как по окраске, так и по тонкой удлиненной форме тела. Подобное защитное сходство заметно и у морских коньков, окраска которых меняется в зависимости от общего оттенка окружающей их морской растительности; но кульминации, безусловно, достигает единственный австралийский вид, *Phyllopteryx eques* (рис. 388).[140] У этой рыбы кожа состоит из многочисленных длинных, уплощенных, разветвленных нитей, которые отходят от концов похожих на позвоночник выростов кожного скелета и отмечены чередующимися полосами коричневого и оранжевого цветов,[141] таким образом, они напоминают как по форме, так и по цвету листья окружающих фукоидов и других морских водорослей, среди которых обитает Рыба.

Многие рыбы, обитающие на коралловых рифах Восточной Индии и Тихого океана, особенно рыбы, принадлежащие к семействам костистых Chaetodontidae и Pomacentridae, имеют наиболее яркую окраску, часто отмеченную полосами разного оттенка. Отнюдь не делая этих рыб чрезмерно заметными, можно не сомневаться, что, гармонируя с поразительной и разнообразной окраской коралловых полипов, похожих на анемоны, их окраска носит отчетливо защитный характер; и интересно отметить, что сходные цветовые узоры независимо воспроизводились в обоих семействах.[142] Даже у часто посещающих рифы плоских рыб (Pleuronectidae) обычно темная верхняя поверхность украшена яркими цветами и поразительными узорами.

У пелагических рыб, таких как сельдь, макрель, летучая рыба (*Exocoetus*) и многих других, брюхо и бока часто серебристые или белые, а спина темно-зеленая, черная или стально-синяя. При взгляде снизу на фоне светлого неба или сверху на фоне темной воды эти Рыбы кажутся практически невидимыми для своих хищных врагов, будь то Рыбы или Птицы, или, во всяком случае, их нелегко обнаружить.

Окраска может быть не только защитной, но и агрессивной, помогая скрыть близость животного от его добычи; добавьте к этому какой-нибудь прием для обмана и привлечения добычи, и мы получим пример "заманчивой" окраски.[143]

В качестве примера агрессивной и соблазнительной окраски можно привести рыбу-удильщика, или лягушку-удильщицу (*Lophius piscatorius*), обитающую у наших берегов. От природы вялый и малоподвижный в своих привычках, и часто использующий свои мускулистые грудные плавники для ползания по морскому дну, рыба-удильщик обычно прячется в песке или среди морских водорослей, на которые она очень похожа общей окраской. Любопытные разветвленные отростки мягкой кожи, похожие на бирки, окаймляют бока головы и тела и по внешнему виду и цвету напоминают более мелкие

листья окружающих морских водорослей. Пока что окраска просто агрессивная и помогает скрыть Рыбу от ее добычи, но, кроме того, животное снабжено специальным приспособлением для заманивания добычи в пределах досягаемости его вместительного лягушачьего рта. Первые три шипа спинного плавника отделены друг от друга и сильно удлинены, и, кроме того, проходят вдоль середины спинной поверхности головы. Первый, самый длинный, заканчивается долями или складками кожи и может свободно перемещаться в любом направлении с помощью мышц, расположенных в его основании. При взбалтывании этой приманки мелкие рыбы, вероятно, ошибочно принимающие помеху за присутствие извивающегося червя, бросаются на произвол судьбы и вскоре оказываются поглощенными огромной пастью искусного рыболова.[144] У некоторых родственных форм (например, *Ceratias bispinosus* и *Oneirodes eschrichtii*)[145], обитающих в непроглядной тьме морских глубин, используется притягательность света для водных животных, и они могут быть использованы в качестве приманки. позвоночник удилища заканчивается фосфоресцирующим органом, который, вероятно, используется для приманивания более мелких рыб в пределах досягаемости челюстей этих необычно модифицированных рыб-удильщиков.[146]

Ни в коем случае не является невероятным, что примеры "предупреждающей" окраски встречаются среди рыб. Яркая окраска некоторых рыб-триггеров (*Balistes*, *Monacanthus*), сундучных рыб (*Ostracion*) и шаровидных рыб (*Tetrodon*), возможно, имеет такую природу. Они часто ассоциируются с наличием сильных шипов, защитных и часто прямостоячих, либо в соединении со спинным плавником, либо на общей поверхности тела, и поэтому могут служить сигналом опасности для таких хищных врагов этих Рыб, которые в противном случае могли бы поддаться искушению напасть на них - к взаимной выгоде самих Рыб и их потенциальных врагов. Британская рыба-долгоносик (*Trachinus*), возможно, может служить еще одним примером предупреждающей окраски.[147] Рыба вооружена ядовитыми шипами на крышечках и, кроме того, имеет бросающийся в глаза черный спинной плавник. Когда тело Рыбы зарывается в песок, остается только ее выступающий спинной плавник, который указывает на ее местонахождение хищным хищникам, которые в противном случае могли бы принять Долгоносика за безобидных Рыб аналогичного размера и повадок. Существование "узнаваемых" цветов или отметин, свойственных данному виду, позволяющих особям одного и того же вида узнавать друг друга и держаться вместе косяками, еще не доказано. Вполне вероятно, что относительно ограниченный диапазон обзора, даже в самой чистой воде, сделал бы окраску непригодной для этой цели. Звуки распознавания, вероятно, гораздо более эффективны, и есть свидетельства того, что у многих рыб они издаются специальным голосовым механизмом.[148]

Приведенные выше примеры показывают, как естественный отбор может приводить к эволюции отличительных форм окраски, которые выгодны Рыбе либо для маскировки, агрессии, либо для защиты, и в заключение можно указать, что по той же причине окраска может быть устранена или ее развитие остановлено, если она каким-либо образом вредна для животного; и далее, что если определенная окраска становится бесполезной для Рыбы из-за изменения ее привычек или окружающей среды, естественный отбор прекращает действовать там, где его вмешательство больше не требуется для поддержания окраски, последняя рано или поздно будет иметь тенденцию к исчезновению.

Отсутствие пигмента иногда служит защитой. Плавающие на поверхности личинки многих костистых не имеют хроматофоров и, следовательно, не имеют очевидной пигментной

окраски. Их тела настолько прозрачны, что их можно разглядеть насквозь, и поэтому видны они лишь с трудом. Прозрачность тела может быть даже увеличена отсутствием красного гемоглобина в крови, как в случае с пелагическим *лептоцефалом*- личинками угря.[149] Иридоциты отражающей ткани также могут исчезнуть под влиянием изменившегося окружения. Личинки различных видов *Onus* (Gadidae) во время своей пелагической деятельности приобретают серебристый оттенок из-за наличия иридоцитов в коже, но, становясь взрослыми, они приобретают тускло-темный цвет и живут под камнями или в отверстиях и расщелинах в скалах. При смене привычки отражающая ткань (argenteum) утрачивается, и приобретаются необходимые хроматофоры.[150]

Примеры потери пигментной окраски вследствие прекращения контролирующего влияния естественного отбора можно найти в отсутствии хроматофоров на белой нижней поверхности плоских рыб, где такая окраска бесполезна, но не обязательно вредна, и у бесцветных пещерных рыб, из которых в качестве примера можно взять слепую рыбу (*Amblyopsis*) Северной Америки.

Ядовитые железы рыб.

Некоторые костистые снабжены орудиями нападения или защиты в виде ядовитых желез, вероятно, происходящих из эпидермиса и связанных с шипами на жаберных крышках, или в связи со спинным плавником, или с обоими сразу.

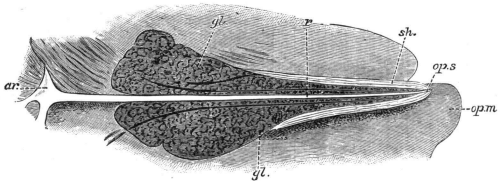


Рис. 95.— Верхнечелюстной отросток *Trachinus draco* и его ядовитые железы. *ar*, сочленение крышечной кости с подъязычной; *gl.gl*, две ядовитые железы; *op.m*, оперкулярная мембрана; *op.s*, оперкулярная ость; *r*, наружный гребень позвоночника; *sh*, оболочка позвоночника. (От У. Ньютона Паркера.)

Два британских вида "долгоносиков" (*Trachinus draco* и *T. vipera*) оба снабжены ядовитыми органами в сочетании с шипиком на крышке и пятью или шестью колючими лучами переднего спинного плавника.[151] Первый из этих шипов представляет собой структуру, выступающую назад от заднего края крышечной кости жаберной крышки, и пересекается по его верхнему и нижнему краям, от основания до острия, глубокой бороздкой . За исключением своей выступающей обнаженной точки, позвоночник покрыт продолжением внешней кожи. Вдоль каждой из бороздок тянется твердая грушевидная масса железистых клеток, широкое основание которых совпадает с основанием позвоночника, в то время как постепенно сужающаяся часть продолжается до самого острого конца. Железы не заключают в себе ни полости, ни протока, так что любая ядовитая жидкость, выделяемая их клетками, вероятно, высвобождается при разрыве клеток и выводится в канавки, по которым она проходит к острию позвоночника, что-то вроде шприца для подкожных

инъекций. На происхождение железистых клеток в результате вдавливания эпидермиса указывает непрерывность двух структур вблизи точки ости. Как по строению, так и по своему отношению к ядовитым железам каждый из шипов спинного плавника почти в точности похож на верхнечелюстной хребет. Нет никаких свидетельств того, как яд попадает в рану, и можно только предполагать, что это может быть вызвано давлением, оказываемым на железу, когда позвоночник с силой вдавливается на некоторое расстояние в плоть. Несомненно, что эти структуры способны наносить болезненные раны при неосторожном обращении с Рыбой и случайном проколе кожи, и, без сомнения, их можно с большим эффектом использовать в качестве поражающих органов.

Аналогичный ядовитый аппарат существует у некоторых видов Batrachidae, таких как *Thalassophryne reticulata*,[152] что отнюдь не редкость в Панаме. Этот аппарат образован остистым выростом из крышечной кости и первыми двумя спинными отростками. Однако вместо того, чтобы иметь две бороздки, оперкулярный отросток напоминает клык ядовитой змеи и перфорирован сплошным каналом, который открыт только у основания и в конце отростка. Ядовитый мешочек у основания позвоночника выбрасывает свое содержимое в канал. Природа желез, выделяющих яд, еще предстоит выяснить, но, вероятно, либо существуют железы, связанные с ядовитым мешком, либо последний выстлан железистым эпителием. Строение спинных шипов аналогично. У некоторых видов рода скорпеноидов *Synancia*[153] (например, *S. verrucosa*, из Индийского океана) концевые части спинного отростка с каждой стороны имеют глубокие бороздки, а в начале каждой бороздки находится грушевидный мешочек, содержащий молочный яд. Мешок вытягивается в канал, который, пройдя желобок, открывается на конце позвоночника.

Многие силуриды вооружены мощными и часто зазубренными спинными и грудными шипами, которые, безусловно, способны наносить опасные раны, и немало из них обладают мешковидным органом с внешним отверстием в подмышечной впадине грудного плавника. Возможно, что мешочек выделяет яд для смазывания позвоночника, но в настоящее время нет никаких доказательств того, что это так, или что мешочек вообще производит какие-либо ядовитые выделения.[154]

Среди Elasmobranchs орлиные скаты (*Aëtobatis*),[155] и скатообразные (*Trygon*) имеют на хвосте зазубренные шипы, которые наносят раны гораздо более серьезные, чем те, которые вызваны простыми механическими порезами; но, за исключением слизи, выделяемой железистыми клетками кожи, которая может обладать ядовитыми свойствами, в настоящее время не известно никаких специальных ядообразующих желез, связанных с шипами.

Фосфоресцирующие органы.[156]

Как и у многих других животных сходной среды обитания, фосфоресцирующие органы (фотофоры) являются весьма характерными структурами у многих глубоководных костистых, принадлежащих к самым разным семействам (например, *Stomiatidae*, *Scopelidae*, *Halosauridae* и *Anomalopidae*). Эти органы, вероятно, возникли из локальных скоплений железистых клеток эпидермиса, которые приобрели способность выделять светящуюся слизь. Светящиеся органы сильно различаются по количеству и способу их распределения в коже. Обычно они встречаются по бокам и на брюшной поверхности тела и головы, очень редко на спинной поверхности, и часто имеют вид ярко блестящих драгоценных камней,

вделанных в кожу. Очень частый способ расположения - одна или две продольные линии вдоль боковых и брюшных поверхностей, иногда идущие непрерывно от головы до конца хвоста (рис. 371, A и рис. 379), но иногда прерывающиеся и ограниченные частями тела и хвоста; и в некоторых из них очевидно отчетливо метамерное расположение. С другой стороны, очень многочисленные и простые органы *опостомий* расположены множеством поперечных полос вдоль боков Рыбы. В дополнение к этим органам, которые обычно многочисленны и расположение которых линейное, особенно крупные и часто структурно сложные светящиеся органы присутствуют в различных частях головы и тела. У *Opostomias micripnus* есть фосфоресцирующий орган на срединном усике, начинающемся от подбородка. У *Sternoptyx diaphana* есть один на нижней челюсти. Наличие одного или двух органов под глазами (рис. 96) характерно для нескольких видов (например, *Opostomias micripnus*, *Astronesthes niger*, *Pachystomias microdon*, *Scopelus benoitii*, *Malacosteus indicus*). *Opostomias micripnus* имеет светящийся орган на изолированном и удлиненном первом луче грудного плавника, в то время как у некоторых глубоководных рыб-удильщиков (например, *Ceratias*) он есть на переднем головном луче спинного плавника. Скопелид *Ipnops murrayi*[157] (рис. 371, B) имеет особый орган, вероятно, светящийся, под прозрачными поверхностными костями с каждой стороны крыши черепа. Другой представитель того же семейства (*Scopelus benoitii*) интересен наличием фосфоресцирующего органа в середине спины, который направлен назад. Американский род Batrachidae (*Porichthys*) имеет около 350 фотофоров, связанных с боковыми органами чувств с каждой стороны головы и тела.[158] Наличие светящихся органов было замечено также у пикши (*Gadidae*).[159] Примитивная форма фотофора, в значительном количестве распределенная по голове и туловищу либо линиями, либо рассеянная по поверхности, существует у одиннадцати видов Selachii (*Spinacidae*), некоторые из которых, как известно, светящиеся.[160]

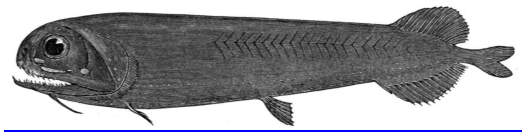


Рис. 96.—*Микродонта пахистомии*, показывающая два ряда фосфоресцирующих органов по бокам тела, а также передние и задние суборбитальные светящиеся органы. (After Günther.)

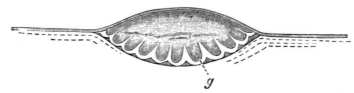


Рис. 97.—*Opostomias micripnus*. Срединный разрез простого фосфоресцирующего органа. *g*, Радиальные железистые трубки. (В честь Ленденфельда.)

Столь же заметно разнообразие структуры. Существенной частью каждого светящегося органа всегда является совокупность железистых клеток, обычно расположенных таким образом, чтобы образовывать выстилку ряда радиально расположенных железистых канальцев в более глубокой части органа, которая также содержит ганглиозные клетки и снабжается нервами от смежных спинномозговых или черепно-мозговых нервов. Простейшая форма фосфоресцирующего органа состоит лишь из этих основных элементов. В более сложных органах могут быть добавлены пигментная оболочка, отражающие и линзоподобные структуры, а также радужная диафрагма, как по отдельности, так и в

комбинации. На рис. 97 представлен один из простейших типов фосфоресцирующих органов, которые группами от 50 до 100 расположены поперечными полосами по бокам *Opostomias micripnus*и выглядят как маленькие белые пятна на черной в остальном коже этой Рыбы.

Каждый орган имеет форму двояковыпуклой линзы, погруженной в кожу примерно на половину своей толщины. Внутренняя половина железы образована радиально расположенными трубочками, заполненными мелкими зернистыми клетками и сходящимися к центру органа. В соединительнотканных стенках трубочек проходят кровеносные сосуды и нервы. Снаружи от трубочек желез находится слой длинных тонких клеток, расположенных перпендикулярно поверхности, а еще более наружно - слой ганглиозных клеток. Есть свидетельства того, что эти органы размножаются делением. Такие простые фосфоресцирующие органы, как эти, мало чем отличаются от групп клеток эпидермальных желез, которые, вероятно, послужили эволюционной отправной точкой в развитии этих необычных структур.

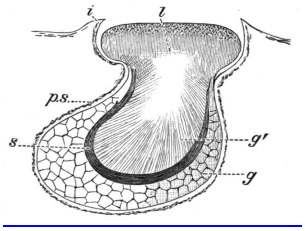


Рис. 98.—*Микродонтозы пахистомии*. Разрез переднего суборбитального органа. *g*, железные трубки неправильной формы; g^1, радиальные железные трубки; *i*, радужная диафрагма; *l*, хрусталиковое тело; *p.s.*, пигментная оболочка; *s*, слой светоотражающих спикул. (В честь Ленденфельда.)

Гораздо более сложный тип светящихся органов можно обнаружить в суборбитальных органах при *микродоне пахистомии*, которых по два с каждой стороны, они выглядят как заметные белые образования, расположенные одно перед другим и расположенные чуть ниже глаза. Более передний из двух органов имеет в сечении несколько мешковидную форму, его стенки состоят из нескольких концентрических слоев (рис. 98). Снаружи имеется слой черного пигмента, внутри которого находится слой неправильной формы железистых трубочек. Более глубоко внутри все еще имеется толстый слой светоотражающих спикул, вероятно, полученных из перевернутой и модифицированной кожной чешуи. Осевая часть органа занята рядом расположенных в радиальном направлении структур, вероятно, похожих на железистые трубки простых органов при *опостомиях*, и продолжается линзообразной структурой, которая, так сказать, закрывает расширенное устье мешочка. Поверхностная оболочка, образующая край апертуры, частично выступает над внешней поверхностью линзоподобного корпуса, что-то вроде ирисовой диафрагмы. Этот орган снабжается ветвью пятого черепного нерва. Между такими простыми и сложными органами, как описанные выше, существуют различные другие типы, которые являются более или менее промежуточными по своему характеру.

Определенный тип фосфоресцирующего органа не обязательно ограничивается одним и тем же видом; у одной и той же рыбы могут быть представлены как простейшие, так и один или несколько более сложных типов. Таким образом, *Opostomias micripnus*, который часто

обитает на глубине более 2000 морских саженей, имеет не только простые органы, описанные выше, но и другие, отличающиеся от первых наличием внешней пигментной оболочки, которые разбросаны по всему телу с интервалом от 1 до 3 мм. Есть также более крупные и еще более сложные органы, расположенные двумя параллельными рядами вдоль каждой стороны тела; и, наконец, у того же вида есть особые светящиеся органы на срединном подбородке-усике, а также на удлиненном луче, относящемся к грудному плавнику.

Свет, испускаемый фосфоресцирующими органами, вероятно, полезен глубоководным рыбам, позволяя им искать и обнаруживать свою добычу на лишенных солнца глубинах, которые они часто посещают. Расположение органов по бокам и брюшной поверхности тела, а также частое присутствие специальных светящихся органов вблизи рта делают их превосходно приспособленными для освещения воды перед Рыбой и под ней, в то время как наличие оптических приспособлений для усиления световых лучей и регулирования их распределения в сочетании с обильной нервной системой наводит на мысль, что излучение света находится под контролем Рыбы и может варьироваться по мере необходимости. То, что эти органы также могут быть защитными, во всяком случае, в некоторых случаях, не кажется невероятным. Вспышка спинного светящегося органа или "кормового охотника" *Scopelus benoitii*, вероятно, ослепила бы и напугала врага, преследующего по горячим следам *Scopelus*. Об использовании фосфоресцирующих органов в качестве приманок для заманивания добычи уже упоминалось. Есть некоторые свидетельства того, что цвет излучаемого света различается у разных рыб; и поскольку существует значительное разнообразие в точном расположении органов, представляется вероятным, что у глубоководных рыб распознавание света может заменить распознавание цветов и звуков у тех, чей жребий выпал на более солнечную среду обитания.

ГЛАВА VII

КОЖА И ЧЕШУЯ

Кожа циклостоматов и рыб состоит (1) из эпидермиса, образованного несколькими слоями эпидермальных клеток, которые постоянно пополняются за счет деления клеток базального слоя; и (2) из слоя соединительной ткани с переплетенными мышечными волокнами без полос, кровеносными сосудами и нервами, который образует более глубокий слой, или дерму. Из эпидермиса образуются различные одноклеточные или многоклеточные железы, которыми снабжена кожа; а из одного или обоих слоев кожи происходят различные известковые структуры, составляющие твердый экзоскелет.

У Cyclostomata эпидермис особенно богат бокаловидными, выделяющими слизь железистыми клетками. Миксиноиды также обладают многочисленными очагами так называемых "нитевидных клеток". В каждой из этих клеток протоплазма выделяет длинную спирально свернутую нить, и под воздействием соответствующих стимулов нить вытягивается и разматывается на большую длину. Нитей и слизи так много, что одно из

этих животных превратит ведро воды в густую массу желе. Ни у одного из циклостоматов нет чешуи или других твердых структур экзоскелета.

У рыб слизистые железы также в изобилии расположены в эпидермисе, и их активность обусловлена слизистой оболочкой, которая смазывает поверхность тела. Особенно многочисленны они у двукрылых (например, у *протоптерусов*), где, кроме того, имеется множество простых многоклеточных желез, выделяющих "кокон" или капсулу, в которую Рыба заключена в сухой сезон. Из эпидермиса происходят ядовитые железы некоторых костистых, а также "крылообразная железа", связанная с застежками мужских эласмобранксов. Железистые структуры, связанные с фосфоресцирующими органами глубоководных рыб, несомненно, восходят к тому же источнику.

У подавляющего большинства рыб кожа становится местом отложения известняка и дает начало таким разнообразным структурам экзоскелета, как различные формы шипов и чешуи, которыми покрыта поверхность Рыбы.[161] Эти структуры, вероятно, самая древняя форма скелета позвоночных, обязанная своим существованием присутствию солей извести в тканях организма, представляют собой весьма характерные модификации в различных группах.

Структуры экзоскелета бывают двух видов: (1) те, которые обязаны своим образованием секреторной активности клеток, принадлежащих как эпидермису, так и дерме, и (2) те, которые происходят исключительно из дермы. К первому относятся кожные зубчики или так называемые плакоидные чешуйки большинства эласмобранксов, а ко второму - чешуйки, образующие кожный скелет живых и вымерших телеостоми и дипнои. За исключением эмали, которая всегда образована клетками эпидермиса, твердые ткани экзоскелета обязаны своим существованием секреции определенных клеток дермы (склеробластов),[162] включение которых в растущую кальцифицирующуюся ткань является причиной того, какую клеточную структуру может представлять ткань. Вскоре станет очевидным, что продукты жизнедеятельности кожных склеробластов отнюдь не однородны и что у разных рыб они дают начало совершенно разным твердым тканям.

Кожные зубчики, или "шагреневая кожа" обычных акул и рыб-собак (Elasmobranchii), вероятно, представляют собой наиболее примитивную форму экзоскелета. При развитии кожного зубчика сосочек дермы врастает в вышележащий эпидермис, оттесняя перед собой базальный слой эпидермальных клеток, который образует вложение в сосочек и образует так называемый "эмалевый орган" (рис. 100). Впоследствии сам сосочек превращается в дентин, оставляя, однако, центральную пульпозную полость, в то время как верхушка сосочка покрыта эмалевым колпачком, образованным эмалевым органом. В конечном счете основание сосочка расширяется в более или менее ромбовидную базальную пластинку, образованную костью. Таким образом, образуется заостренный, покрытый эмалью выступ дентина, который выступает сквозь эпидермис и выступает назад на поверхность тела, но прочно закреплен в коже базальной пластинкой, с которой он неразрывен. Центр нижней поверхности базальной пластинки перфорирован для входа в кровеносные сосуды, которые проходят к клеточной пульпе по оси позвоночника. У взрослых рыб зубчики образуют довольно плотно посаженный покров на всем теле, включая голову и даже поверхности плавников, и на спинной поверхности они крупнее, чем на брюшной (рис. 99). У Скатов (*Raia*) они рассеяны более редко, и в разных частях тела могут образовываться шипы значительного размера для наступательных или оборонительных целей. Шипы сильно

различаются по форме у разных представителей группы, иногда они заостренные, а иногда уплощенные или вдавленные, и часто они снабжены более мелкими дополнительными шипиками, развитыми у их оснований или с поверхности базальной пластинки. Расположение зубчиков косыми поперечными рядами наблюдается у некоторых родов (например, у *Scyllium*). У рыб-пил (например, у *Pristis*) зубчики, окаймляющие боковые края длинной уплощенной трибуны, не только чрезвычайно увеличены, но и вживлены в гнезда и образуют зубья пилы (рис. 262). У голоцефалов гладкая кожа почти полностью лишена экзоскелетных структур, но кожные зубчики присутствуют на лобной и передней застежках, а у молодых особей может быть двойной ряд маленьких зубчиков вдоль спины.

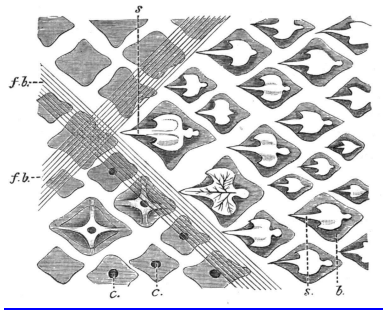


Рис. 99.Вид поверхности кожных зубчиков *Scyllium* sp., показывающий их расположение косыми поперечными рядами. *b*, базальная пластинка; *c*, канал, который перфорирует базальную пластинку и становится осевой пульпозной полостью корешка; *f.b*, пересекающие волокнистые полосы дермы; *s*, корешок; на корешке одной шкалы показаны дентинные канальцы. Более мелкие зубчики - это те, которые образовались совсем недавно. (After Klaatsch.)

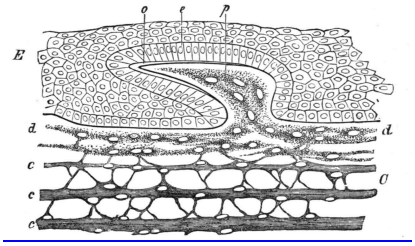


Рис. 100.— вертикальный разрез кожи эмбриона акулы. *C*, дерма; *c.c.c.d*, слои дермы; *E*, эпидермис; *e*, эмалевый орган; *o*, слой эмали; *p*, сосочек дермы. (Из Видерсхайма, в честь Гегенбаура.)

У остальных групп рыб, телеостоми и дипнои, остистый примитивный кожный зубчик либо отсутствует, либо полностью отсутствует, в то время как эквивалент базальной пластинки остается, образуя единицу чешуйчатого каркаса. Доказательством этого может служить наличие временных мимолетных шипиков, снабженных эмалевой шапочкой, выделяемой базальным эпидермисом, на развивающихся ромбовидных чешуйках, как у молодых *лепидостеусов*[163] (рис. 101); в то время как вход кровеносных сосудов в чешуйки через отверстия на их внутренней поверхности, как у *Polypterus* и *Lepidosteus*, очевидно, напоминает перфорированное основание кожного зубчика (рис. 99). Эпидермис теперь перестает принимать какое-либо участие в формировании чешуек, и, следовательно, эмаль больше не входит в их структуру. Заметно более регулярное и определенное расположение чешуек, и независимо от того, различимы ли они, или сочленяются друг с другом, или накладываются друг на друга, как черепица на крыше дома, они обычно расположены серией последовательных наклонных поперечных рядов. У некоторых из этих рыб эмбриональный эпидермальный покров чешуи утрачивается, и их внешняя поверхность обнажается. Чаще всего, как у костистых в целом, так и у двупалых, имеет место обратное, и чешуйки более или менее полностью покрыты как дермой, так и эпидермисом. Что касается их формы, размера и мельчайшей структуры, то они сильно различаются. У некоторых телеостоми сохраняется примитивная ромбовидная форма кожного зубчика; у других более ранний ромбический тип чешуи вытесняется округлой или циклоидной чешуей. В пределах одной и той же группы (*например,* Crossopterygii) есть примеры независимой эволюции циклоида из ранее существовавшего ромбического чешуйчатого образования; а с

появлением циклоидного типа перекрывающееся или переплетенное расположение чешуек всегда занимает место краевого сочленения ромбического типа.

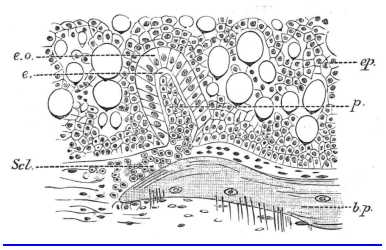


Рис. 101.—Развитие чешуи у *Lepidosteus osseus* × 330. *б.п.*, базальная пластинка с включенными костными клетками, поначалу отличающаяся от корешка; *е*, эмаль; *е.о*, эмалевый орган; *ер*, эпидермис с крупными железистыми клетками; *р*, кожный сосочек, образующий рудиментарный корешок; *Scl*, склеробласты. (Из Klaatsch.)

Относительно причин, которые могли определить форму и взаимоотношения чешуек, были высказаны интересные предположения.[164] Чешуйки имеют сегментарное отношение к нижележащим мышечным сегментам или миотомам, иногда располагаясь косыми поперечными рядами, совпадающими с последними, или ряды могут быть увеличены настолько, что они кратны миотомам. С точки зрения механики, в зависимости от формы сигмовидной кишки и взаиморасположения миотомов и разделяющих их волокнистых перегородок или миокомматов, а также прикрепления миокомматов к дерме, сокращение миотомов во время боковых сгибаний туловища при плавании имеет тенденцию сморщивать кожу в четко очерченные ромбические области, определяя таким образом форму, границы и расположение чешуек, которые развиваются в этих областях. Ромбическая форма чешуи, вероятно, была примитивной формой чешуи и, безусловно, характерна для палеонтологически более древних видов чешуйчатых рыб. Как правило, ромбическое состояние связано с сочленением стержня и гнезда между верхним и нижним краями соседних чешуек. Но ромбическая чешуя не лишена недостатков и, безусловно, наложила бы некоторое ограничение на боковые изгибы тела при плавании, и, следовательно, у различных групп рыб может случиться так, что у более специализированных форм ромбическая чешуя вытеснит циклоидную чешую, и с этим изменением Рыба приобретает большую боковую подвижность. Даже у одной и той же Рыбы может наблюдаться постепенная замена циклоидного типа на ромбический. У австралийского *Aetheolepis*,[165] ископаемого рода, родственного европейскому лиасовому *Dapedius*, наблюдается постепенный переход по бокам тела между сочленяющимися ромбическими чешуйками относительно неподвижного туловища и циклоидными перекрывающимися чешуйками гибкого хвоста; и можно упомянуть, что даже там, где существует типичное ромбическое чешуйчатость, в хвостовой области может отсутствовать шарнирно-гнездовое сочленение, чтобы обеспечить большую свободу движений. Механические соображения также могут объяснить наложение циклоидных шкал. Исходя из способа прикрепления миокомматов к дерме, сокращения миотомов за счет натяжения, которое они оказывают на первые, имеют тенденцию отклонять или сдавливать чешуйчатые участки, особенно по их передним краям.

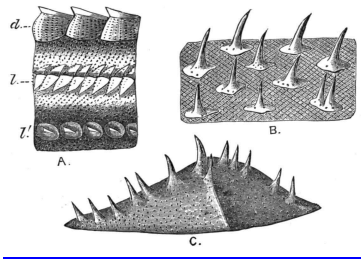


FIG. 102.—*Acipenser ruthenus*. **A**, вид сбоку на туловище особи длиной 30 см (натуральный размер); *d*, спинной ряд пластинок; *l*, *l'*, боковые ряды; между рядами крупных щитков видны многочисленные мелкие зубчики, которые представлены (×10) на **B**; **C**, один из крупных щитков (×10). (От Хертвига.)

У выживших кроссоптеригий, как и у *Polypterus*, чешуйки ромбовидные и толстые, и они лишь слегка перекрывают друг друга. Они соединяются друг с другом с помощью краевых шарниров типа "штифт-гнездо" (рис. 106, Б). Толстый слой твердого, блестящего, похожего на эмаль вещества или "ганоина" образует наружный слой чешуйки; внутренний слой состоит из кости, в которой присутствуют дентинные канальцы, а также костные клетки. У многочисленных ископаемых представителей этой группы чешуя либо ромбовидная, либо циклоидальная.

Древнейшие представители Chondrostei, Palaeoniscidae (рис. 283), обладали полным каркасом из ромбических чешуек, но у всех выживших представителей группы чешуи претерпели значительные модификации в некоторых отношениях, а в других являются дегенеративными. У осетра (*Acipenser*)[166] примитивная ромбическая чешуя сохраняется только по бокам конечной части хвоста, и там они расположены близко друг к другу косыми рядами. Остальную часть тела пересекают пять широко разделенных продольных рядов крупных костных щитков, которые, подобно ромбической чешуе, снабжены гребнями и выступающими шипами (рис. 102). Между рядами крупных чешуек расположены многочисленные зубчатые структуры, расположенные косыми рядами. Каждый из них состоит из базальной пластинки, внедренной в дерму, и одного или нескольких выступающих шипов, которые пронизывают эпидермис. Все чешуйки имеют одинаковую мельчайшую структуру, состоящую в основном из кости; но поверхностный слой и шипы, по-видимому, состоят из твердого слоистого вещества, в котором отсутствуют костные клетки (ганоин). У *полиодона* щитки отсутствуют, но рудиментарные зубчики сохранены.

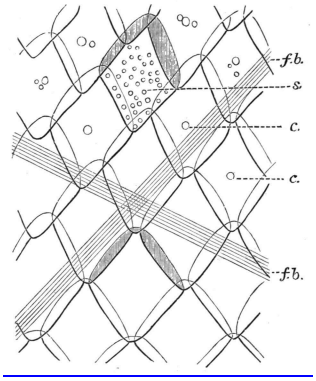


Рис. 103.— Поверхностный вид ромбической чешуи молодого *лепидостея*. На двух чешуйках заштрихованы части, которые перекрываются соседними чешуйками. *c*, Положение центрального канала, который перфорирует внутреннюю поверхность каждой чешуйки; *f.b*, пересекающие волокнистые полосы дермы; *s*, рудиментарные шипики. (After Klaatsch.)

У голостаев масштабы сильно различаются у двух выживших членов группы. У *лепидостеуса* (рис. 103) чешуйки ромбические, и как по расположению и структуре, так и по способу сочленения друг с другом они очень напоминают чешуйки *полиптеруса*. У *Amia*,[167] напротив, относительно тонкие чешуйки имеют циклоидную форму, а по своему вкрапленному расположению, по своему размещению в мешочках дермы и в отсутствие какого-либо поверхностного покрытия ганоином они очень похожи на чешуйки более типичных костистых (рис. 295). Сходство распространяется даже на гистологическую структуру, поскольку каждая чешуйка состоит из внешнего слоя кости, который постепенно переходит во внутренний волокнистый слой.

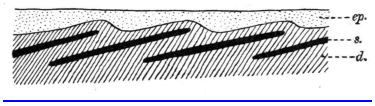


Рис. 104.— Схематический продольный разрез кожи костистого животного, показывающий положение чешуек. *d*, Дерма; *ep*, эпидермис; *s*, чешуя. (После Боаша.)

У костистых костей обычно тонкие и гибкие чешуйки в основном развиваются из кожных сосочков, но впоследствии они образуются в карманах или мешочках в дерме. Как правило, шипы не развиваются, и до сих пор во время их развития не было обнаружено никаких следов эмалевого органа. Чешуйки в кожных мешочках расположены наклонно к поверхности тела, так что задняя часть одной чешуи перекрывает переднюю часть следующей за ней чешуи (рис. 104). Только свободная задняя часть каждой чешуйки имеет эпидермальную оболочку (рис. 105). По мельчайшей структуре каждая чешуйка состоит из внешнего слоя кости, который, подобно кости эндоскелета, может быть либо однородным, за исключением слабого наслоения, либо содержать костные клетки, расположенные последовательными слоями параллельно поверхности чешуйки. Кроме того, существует внутренний волокнистый слой, в котором волокнистые пучки в любой одной плоскости пересекают пучки в плоскостях выше или ниже них. Чешуйки либо "циклоидные", то есть имеют гладкие, не нарушенные края (рис. 105), либо свободный край каждой чешуи образован рядом зубовидных шипов, и чешуя называется "гребневидной" (рис. 106, А).

Однако некоторые костистые кости имеют чешую, которая не является ни циклоидной, ни гребневидной, и по некоторым признакам, по-видимому, занимает промежуточное положение между обычными костистыми чешуйками и кожными зубчиками. Таким образом, на определенных частях тела *Centriscus*,[168] каждая чешуя состоит из ромбической базальной пластинки, образующей изогнутый, наклоненный назад отросток, ось которого содержит отверстие пульповидной полости на внутренней поверхности базальной пластинки (рис. 107). Некоторые мальтиды (например, *Malthe*[169]) имеют подобную чешую, но с круглыми базальными пластинками и твердыми шипиками (рис. 108, Б). Похожие чешуйки (рис. 109), иногда ромбической формы, с одним или несколькими шипиками, которые могут быть простыми или разветвленными, также встречаются при склеродермии (например, *Balistes*, *Monacanthus*, *Triacanthus*).[170]

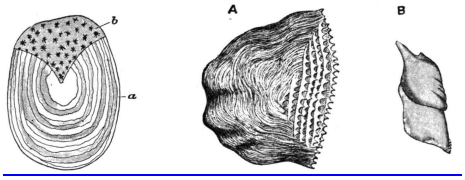


Рис. 105.—Циклоидная чешуя *Сальмо фарио*. *а*, передняя часть покрыта наложением предыдущих чешуек; *б*, свободная часть покрыта только пигментированным эпидермисом. (От Паркера и Хасвелла.)

Рис. 106.—**А**, Гребенчатая шкала; **Б**, "Ганоидная" шкала. (В честь Гюнтера; от Паркера и Хасвелла.)

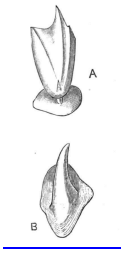


Рис. 107.—*Центриск сколопакса*. **А**, масштаб от глазничной области, × 50; **В**, масштаб от основания грудного плавника, × 100. (От Хертвига.)

У некоторых обычно лишенных чешуи силуроидных рыб чешуя имеет очень своеобразное строение. У *гипостомы*[171] (*Plecostomus*) бока и спина рыбы покрыты крупными костными пластинками, но на нижней поверхности и на плавниках они заменены гораздо более мелкими. Однако оба вида несут многочисленные маленькие подвижные шипики, имплантированные в гнезда (рис. 110), что наводит на мысль о сравнении со стадией развития чешуи *лепидостеуса*, когда независимо сформированные и недолговечные шипики еще не срослись с базальными пластинками.

У других костистых, как у Agonidae и некоторых Triglidae, тело полностью покрыто большими килевидными костными пластинками. Необычный внешний вид многих плектогнатий в значительной степени является результатом любопытных модификаций, которым подвергается их чешуя. У некоторых сундучных рыб (*остракион*) эти структуры принимают форму многоугольных костных пластинок, которые шовно соединяются друг с другом и заключают туловище в жесткую панцирь, из которого сзади выступает лишенный чешуи хвост (рис. 438); в то время как у некоторых шаровидных рыб и рыб-дикобразов (например, у *тетродона*, *диодона*) продолжение чешуи в крепкие стоячие шипы одинаково хорошо служит цели защиты (рис. 439).

У большинства телеостоми чешуйки вдоль "боковой линии" перфорированы одним или несколькими отверстиями, через которые сенсорный канал сообщается с внешней поверхностью.

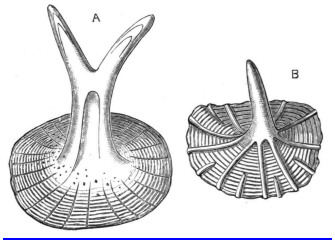


Рис. 108.—**A**, Scale of *Antennarius hispidus*, × 100; **B**, scale of a young *Malthe vespertilio*, × 100. (Вслед за Хертвигом.)

У некоторых костистых чешуя полностью отсутствует, как у большинства силуридов; или они существуют только в виде микроскопических остатков, скрытых в коже, как у угрей; или, как у таких голых форм, как *Antennarius marmoratus* и *Lepadogaster*, а у некоторых силуридов они редуцируются до простых сосочков дермы.

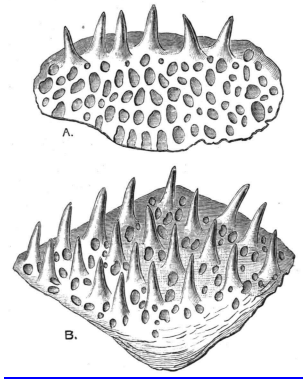


Рис. 109.—**А**, шкала *Balistes capriscus*, × 20; **Б**, шкала *Monacanthus scopas*, × 20. (Вслед за Хертвигом.)

Концентрические кольца, наблюдаемые (рис. 105) на поверхности многих костистых чешуй, являются показателем возраста Рыбы.[172] Образование этих колец зависит от того факта, что линии роста на поверхности чешуи более широко разнесены друг от друга на той части чешуи, которая формируется летом, и относительно ближе друг к другу на той части, которая формируется зимой; более быстрый рост в теплое время года, вероятно, объясняется благоприятными условиями питания и температурой, а замедленный рост в холодное время года - наоборот. . Следовательно, путем подсчета чередующихся зон близко расположенных зимних линий и менее приближенных летних линий роста можно получить надежный ключ к определению возраста Рыбы.

У двупалых,[173] как и у костистых, чешуйки заключены в кожные карманы и имеют правильное, усеченное расположение косыми рядами (рис. 304, А). По форме они почти циклоидальные или слегка овальные, с длинной осью, совпадающей с осью тела. Структурно они также имеют некоторое сходство с костистыми чешуйками, хотя и отличаются деталями. На внешней поверхности чешуи имеются многочисленные мелкие конические шипики. Сходству между чешуей рыб, столь широко разделенных, как дипнои и костистые, нельзя придать никакого значения, кроме как в качестве примера эволюционной конвергенции.

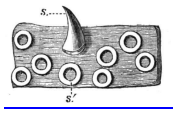


Рис. 110.—*Гипостома коммерсонии*. Чешуя с периферии хвостового плавника, × 50; один из шипов (*s*) имплантирован в его гнездо (*s'*). (От Хертвига.)

Все известные ископаемые двукрылые имели чешую сходного характера, хотя и сильно различались по размеру у разных родов. У некоторых (например, у *двукрылых*) открытые участки чешуек покрыты слоем вещества, похожего на эмаль.

ГЛАВА VIII

СКЕЛЕТ

Все рыбы обладают внутренним скелетом, который, чтобы его можно было отличить от более поверхностного чешуйчатого экзоскелета, описанного в главе VII, называется эндоскелетом. Последний состоит (i.) из осевой части, включающей позвоночный столб и череп; и (ii.) из аппендикулярной части, состоящей из скелета конечностей и поддерживающих их грудного и тазового поясов.

Позвоночный столб.[174]— Отдельные сегменты или позвонки, которые, расположенные линейным рядом, в совокупности образуют позвоночный столб, представляют собой очень сложные структуры, каждая из которых образована рядом позвоночных элементов, общая сумма которых составляет позвонок. Возможно, лучшее представление о природе элементов позвоночника можно почерпнуть из изучения таких примитивных рыб, как эласмобранхи, у которых не только присутствуют все компоненты позвоночника, но и они менее модифицированы в результате подавления и сращения, чем у большинства других рыб, и по этой причине они представляют собой удобное введение в изучение загадочных эксцентричностей строения позвонков в других группах. Выбирая любую обычную собачью рыбу, такую как *Scyllium canicula*, и начиная с ранней эмбриональной стадии, можно утверждать, что первым признаком наличия позвоночного столба является формирование хорды, которая, окруженная хордовой оболочкой, простирается от кончика хвоста до точки на нижней поверхности мозга сразу за гипофизом или гипофизом.

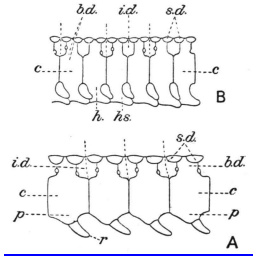


Рис. 111.—**A**, side view of precaudal vertebrae of *Scyllium canicula*; **B**, similar view of caudal vertebrae. *b.d*, Basi-dorsal; *c*, centrum; *h*, basi-ventral; *h.s*, haemal spine; *i.d*, inter-dorsal; *p*, parapophysis; , *r*, ребро; *s.d*, наддорсальные кости. Вертикальные пунктирные линии обозначают границы нейромеров и миотомов. Маленькие кружочки обозначают выходы дорсальных и вентральных корешков спинномозговых нервов. (После Райдвуда.)

Впоследствии на дорсальной и вентральной поверхностях хорды развивается ряд хрящевых образований, которые, поскольку они образуют части системы дорсальных и вентральных дуг, называются "arcualia" (рис. 111). На дорсальной стороне имеются: (i.) ряд парных *бази-дорсальных* хрящей (нейрапофизов или нервных дуг), два элемента каждой пары вносят свой вклад в формирование боковых стенок нервного канала, в котором находится спинной мозг (рис. 112, А); (ii.) ряд *межкорсальных* хрящей (вставочных нервных дуг), регулярно чередующихся с предыдущими и завершающих стенки нервного канала, заполняя промежутки между бази-дорсальными костями; и (iii.) ряд *наддорсальных* элементов, обычно также попарно, но у рыб-собак сросшихся с образованием единого срединного хряща. Из последних есть два набора — один *супраосновные дорсальные кости*, или нервные отростки, расположены над бази-дорсальными костями; а другой, *супра-интердорсальные кости*, чередуясь с первым, лежат над интердорсальными костями, два ряда образуют краеугольные камни дорсальных дуг и, таким образом, завершают крышу нервного канала. На брюшной стороне хорды это расположение по существу повторяется рядом брюшных дуг, которые, однако, несколько иначе расположены на туловище и хвосте. Таким образом, в туловище имеются: (i.) ряд *бази-вентральных* или гемальных хрящей, соответствующих нижнечелюстным костям выше, которые разрастаются с боков в короткие отростки, *парапофизы* или поперечные отростки, и заканчиваются (ii.) короткими, тонкими хрящами - реберными элементами или *ребрами*, которые, возможно, можно рассматривать как вентральные эквиваленты надосновных костных костей. Ребра выступают наружу в дорсальную стенку целома и заканчиваются в миокоммате, разделяющей миотомы стенки тела. В хвосте нижнечелюстные кости теряют свои ребра и, разрастаясь вниз в вентральные продолжения, соединяются попарно под хвостовой артерией и веной и таким образом образуют серию перевернутых дуг (*кровеносные дуги*), окружающих кровеносный канал (рис. 112, Б). Вершина каждой дуги продолжается в срединный отросток или *гемальный отросток*. Хотя это и не заметно у рыб-собак, парные *межжелудочковые* хрящи, соответствующие указанным выше межкорсальным хрящам, присутствуют у некоторых упругожелудочковых и чередуются с бази-вентральными. В каудальной области других (*например,* скатов) присутствуют вентральные аналоги над-межпозвоночных костей, которые называются *инфрабрюшными* хрящами. Во многом таким же образом, как их дорсальные эквиваленты окружают нервный канал, брюшные дуги частично окружают целому, содержащему внутренние органы, в туловище; а в хвосте, но более полно, рудиментарный целом этого региона или кровеносный канал.

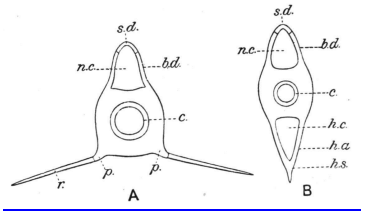


Рис. 112.—**A**, поперечный разрез предкаудального позвонка; **B**, аналогичный разрез хвостового позвонка. *h.a*, кровеносная дуга (бази-вентральные отделы); *h.c*, кровеносный канал; *h.s*, кровеносный отросток; *н.с*, нервный канал. Другие контрольные буквы, как на рис. 111.

Различные компоненты позвонков ни в коем случае не имеют одинаковой морфологической ценности. Бази-дорсальные и бази-вентральные кости, а также междорсальные и межжелудочковые кости являются первичными элементами и наиболее важными. Наддорсальные кости - это просто хрящи, отделенные от бази-дорсальных и междорсальных костей, в то время как ребра и инфраж-вентральные кости аналогичным образом произошли от бази-вентральных и межжелудочковых костей соответственно. Что касается позвоночных элементов, которые в совокупности образуют позвонок у рыбы-дога, то из свидетельств, предоставленных нейромерами,[175] и, более конкретно, из фактов развития, кажется, что каждый полный скелетный сегмент или позвонок состоит из пары бази-дорсальных костей с предыдущей парой междурсальных костей и из пары бази-вентральных костей со следующей парой междурсальных костей. Однако следует подчеркнуть, что, рассматриваемый как сустав или сегмент гибкой спинной кости, позвонок представляет собой физиологическую единицу, морфологическая ценность которой может сильно различаться у разных рыб. Следовательно, у других рыб группировка позвоночных компонентов для образования отдельных позвонков может сильно отличаться от той, которая имеет место у рыбы-дога, и даже может сопровождаться их более или менее полным сращиванием.

В более примитивных типах позвоночного столба, характерных для многих ископаемых и немалого числа существующих рыб, присутствуют только аркуалии, которые остаются связанными с устойчивой хордой, которая росла по мере роста животного. У более специализированных рыб, напротив, потребность в осевой опоре для тела, которое, сохраняя необходимую гибкость, должно обладать большей прочностью, привела к развитию ряда твердых хрящевых, кальцинированных или костных дисковидных суставов или сегментов, *centra*, которые окружают хорду и более или менее полностью заменяют ее, и, поддерживая, образуют также связующее звено между спинной и брюшной дугами. Несмотря на их внешнее сходство, следует отметить важное различие в способе формирования центральных органов у разных рыб, которое позволяет отличать один вид от "*центральной хорды*", а другой - от "*центральной арки*".[176] Центральные хорды - это центры, образованные превращением хордальной оболочки в ряд кольцеобразных хрящевых сегментов, которые впоследствии, в процессе утолщения внутрь, становятся двояковогнутыми, дискообразными структурами и более или менее полностью заменяют хорду. аккорды, за исключением промежутков между ними. Центральные дуги, с другой стороны, обязаны своим образованием росту оснований первичных дуг вокруг хорды, внешних по отношению к хордовому влагалищу, и их последующему слиянию с образованием кольцеобразных сегментов, которые позже становятся двояковогнутыми центральными дужками. Из рыб, обладающих центром позвонка, только у эласмобранксов

есть центр хорды; у голостей и костистых, и, весьма вероятно, также у кроссоптеригий, есть центр дуги. Дипнои, голоцефалы и хондростовидные телеостомы являются ацентрическими, то есть они лишены центра позвонков и обладают стойкой хордой. Ни в своем эмбриональном развитии, ни в своей эволюции во времени различные компоненты позвонков не синхронны по своему внешнему виду. С точки зрения развития дугообразные кости формируются первыми, и из них те, что находятся на спинной стороне хорды, появляются раньше, чем их представители на брюшной стороне, в то время как центральные - последними из всех; и в целом палеонтологическая последовательность согласуется с эмбриологической.

Независимую эволюцию более специализированного позвоночного столба от более примитивного часто можно проследить в пределах одной и той же группы рыб при сравнении более древних родов с более поздними. У Elasmobranchs и Crossopterygii, например, древнейшие известные типы были беззубыми, в то время как более поздние приобрели кальцифицированные или костные центры, и в целом они достигли более продвинутой стадии эволюции позвонков. Однако некоторые рыбы, такие как Chondrostei и Dipnoi, по-видимому, демонстрируют сравнительно небольшое развитие структуры позвонков, поскольку как палеозойские, так и современные представители этих групп сходятся в том, что они были одноцентровыми.

Теперь будут кратко рассмотрены некоторые из наиболее примечательных особенностей строения позвоночного столба у Cyclostomata и рыб.

У Cyclostomata корешковый позвоночный столб более примитивен, чем у любых других черепных костей, а у миноги он состоит из постоянной хорды, поддерживающей ряд изолированных хрящей с каждой стороны спинного мозга.[177] Поскольку две пары этих хрящей включены в каждую нейромеру, возможно, что они представляют собой чередующиеся бази-дорсальные и междорсальные кости. В туловище нет ни брюшных дуг, ни ребер. У рыбы-карги (*миксин*) спинные хрящи ограничены хвостом.

Описание позвоночного столба рыбы-дога можно считать вполне применимым к эласмобранчам в целом, и, следовательно, здесь необходимо упомянуть только некоторые примечательные особенности некоторых других представителей группы. Наиболее примитивные эласмобранксы, палеозойские роды *Cladoselache* и *Pleuracanthus* были одноцентровыми, хотя у пермских видов последнего рода наблюдались кальцинированные кольца, а у других - рассеянные кальцификации. Некоторые из более ранних мезозойских родов (например, *Hybodus*) также были лишены центра, по крайней мере, в области ствола. Первый признак полной центральной части встречается у нижнечелюстного цестракионта, *Palaeospinax*.[178] Все вымершие позже, а также все существующие формы, имеют более или менее хорошо развитую центральную часть, затвердевшую за счет отложения солей извести в их примитивном хрящевом веществе, но никогда в форме настоящей кости.

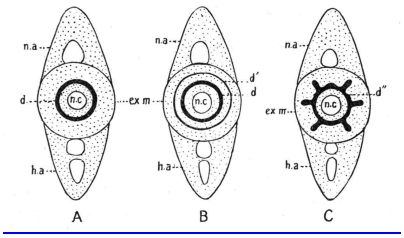


Рис. 113.— Схематический поперечный разрез в середине циклоспондилического (**A**), тектоспондилического (**B**) и астероспондилического позвонков (**C**). *d*, средняя часть кальцинированного двойного конуса; *d'*, дополнительные концентрические кальцинированные слои; *d"*, двойной конус с расходящимися кальцинированными слоями; *например, m*, внешняя эластичная мембрана; *h .a*, кровеносная дуга; *н.а*, нервная дуга; *н.с*, нотохордальная впадина. (Из Циттеля, в честь Хассе.)

Способ нанесения извести отличается определенными особенностями, характерными для определенных семейств[179] (рис. 113). У некоторых родов, таких как у вымерших *Palaeospinax* и ныне живущих *Acanthias* и *Scymnus*, кальцинированная часть каждого центра имеет форму цилиндра, суженного посередине, подобно двум конусам, соединенным вершина к вершине (циклоспондильные). Это условие, вероятно, самое примитивное, но у других родов оно может быть изменено дальнейшим добавлением кальциевых солей двумя различными способами. Таким образом, отложение может происходить путем простого добавления концентрических слоев к исходному сжатому цилиндру (тектоспондильный), как в Коньках и Лучах; или оно может принимать форму ряда продольных пластин, расходящихся от цилиндра наружу и приводящих к образованию звездообразного рисунка в поперечном сечении (астероспондильный), как в *Scyllium* и *Lamna*. У большинства ныне живущих эласмобранксов (например, у *Scyllium*), но не у таких родов, как *Notidanus*, *Heterodontus* и *Squatina*, основания спинной и брюшной дуг растут вокруг центральной части и сходятся или даже сливаются, так что последняя оказывается окруженной хрящевыми кольцами, которые, в некотором роде, предполагают зарождающуюся центральную часть дуги (рис. 112, А). Хвостовую часть позвоночного столба часто описывают как "диплоспондильную", то есть в ней есть две центральные, две пары бази-дорсальных мышц, две пары междорсальных мышц и две пары бази-вентральных мышц, или, другими словами, по два позвонка на каждую нейромеру[180] (рис. 111, Б).

У голоцефалов позвоночный столб существенно похож на таковой у других эласмобранчовых, но более примитивного типа (рис. 114). Хорда стойкая, и в ней отсутствуют центральные образования; но кольцевидные кальцификации, по четыре или пять на каждую нейромеру, встречаются в хордовой оболочке у *химер*, хотя и не у *Callorhynchus*. Ребра отсутствуют. В хлыстообразной конечной части хвоста дугообразная складка и хорда заменяются тонкими непрерывными хрящевыми волокнами.

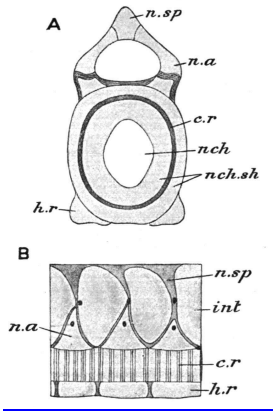


Рис. 114.—**A**, поперечный разрез позвоночного столба *химеры монстрозы*; **B**, вид сбоку, *c.r*, кальцинированное кольцо; *h.r*, бази-вентральный; *int*, междудорсальный; *n.a*, нервная дуга (бази-дорсальная); *nch*, хорда; *nch.sh*, хордальная оболочка; *n.sp*, нервный корешок (наддорсальный). (От Паркера и Хасвелла, в честь Хассе.)

В более очевидных чертах строения позвонков дипнои[181] имеют много общего с эласмобранхами, особенно с некоторыми центральными палеозойскими представителями этой группы. Хорда устойчива, отсутствуют центральные позвонки, а различные компоненты позвонков продолжают сохранять свою первобытную отчетливость. С другой стороны, бази-дорсальные кости развиты намного лучше, чем междорсальные, которые либо рудиментарны, либо отсутствуют. Бази-дорсальные кости соединяются парами над спинным мозгом, образуя полноценные нервные дуги, и каждая дуга поддерживает дорсально ножки **Λ**-образного двускатного элемента или нервного отростка, который, вероятно, представляет собой пару сросшихся супраосновных дуг. Вентрально расположены бази-вентральные хрящи, сросшиеся попарно под хордой и поддерживающие хорошо развитые ребра, покрытые костью. Межжелудочковые мышцы, по-видимому, отсутствуют. Каждой нейромере соответствует пара бази-вентральных, бази-дорсальных и междорсальных мышц. Гемальные дуги и шипы частично образованы бази-вентральными костями, но в основном за счет вентрального соединения последовательных пар ребер. Как и у голоцефалов, конечные дуги хвоста сливаются в прямую осевую хрящевую нить, поперечно разделенную на сегменты, которая заменяет хорду. Каждый сегмент поддерживает различное количество дорсальных и вентральных выступов, или нервных и гемальных отростков. Некоторые компоненты позвонков, такие как ребра, нервные и гемальные отростки, покрыты костной оболочкой.

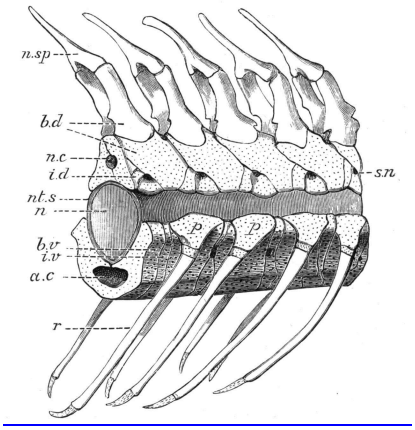


Рис. 115.— Вид сбоку на прекаудальные позвонки осетра (*Acipenser sturio*). *a.c*, канал аорты, образованный срединным сращением выростов из бази-вентральных и межжелудочковых отростков противоположных сторон; *b.d*, бази-дорсальные отростки; *b.v*, бази-вентральные отростки; *i.d*, междудорсальные отростки; *i.v*, межжелудочковые отростки; *n*, хорда; *n.c* - нервный канал; *n.sp* - нервный корешок; *n.s* - кутикулярная оболочка хорды; *p* - парапофиз; *r* - ребро; *s.n*- отверстие для корешка спинномозгового нерва.

С некоторыми изменениями в деталях предыдущее описание также применимо к позвоночному столбу хондростеи (рис. 115). Следует отметить, однако, что междудорсальные мышцы развиты намного лучше, чем у двудорсальных, хотя при сравнении с базидорсальными они принимают лишь незначительное участие в формировании стенок нервного канала. Присутствуют хорошо развитые, но несколько фрагментарные межжелудочковые мышцы. Гемальные дуги и шипы образуются за счет отростка и вентрального соединения нижнечелюстных костей, как у рыбы-дога, и, по-видимому, без помощи реберных элементов. У *Polyodon* ребра рудиментарные,[182] но у *Acipenser* они хорошо развиты. Нервные дуги и шипы, а также их гемальные представители в хвосте, а также ребра частично окостенели или покрыты костью.

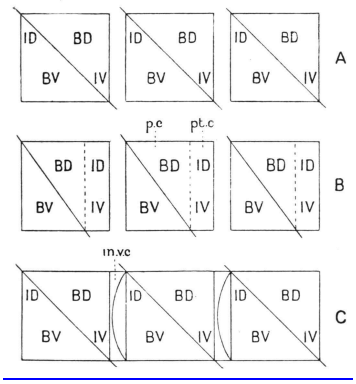


Рис. 116.— Схема, иллюстрирующая группировку элементов позвонков для формирования позвонков, **A** - в эластобранче, **B** - в *Amia* и **C** - в *Lepidosteus*. *B.D*, бази-дорсальные кости; *B.V*, бази-вентральные кости; *I.D*, междудорсальные кости; *I.V*, межжелудочковые кости; *in.v.c*, межпозвоночный хрящ, разделенный вогнуто-выпуклой щелью; *p.c*, прецентральная кость; *pt.c*, постцентральная кость. Квадратные блоки представляют отдельные позвонки, а косые линии - прикрепления миокардов.

У существующих кроссоптеригий, голостейных и костистых, широко известных как "костистые рыбы", позвоночный столб приобретает более знакомый характер, и в то же время мы встречаемся с интересными иллюстрациями различных методов, с помощью которых отдельные составляющие позвоночные элементы более примитивных типов "позвоночника" концентрируются вместе в группах и сращиваются, образуя этот сложный физиологический продукт, полный костный позвонок.[183] У большинства этих Рыб каждый позвонок образован агрегацией и слиянием пары бази-дорсальных и пары бази-вентральных позвонков и включает, кроме того, пару междудорсальных позвонков, которые могут быть либо парой перед бази-дорсальными, либо парой сзади, а также парой междудорсальных позвонков, которые, аналогично, могут быть парой перед или позади бази-вентральных позвонков (рис. 116). Продуктом этого слияния является ряд костных позвонков, каждый из которых состоит из двояковогнутой центральной дуги, которая включает сросшиеся базальные части пары бази-дорсальных и пары бази-вентральных позвонков. Дистальные части бази-дорсальных костей образуют нервную дугу, в то время

как несущие ребра парапофизы представляют собой боковые выросты из бази-вентральных костей, которые в противном случае слились в центре. Наконец, центр завершается его слиянием с парой междудорсальных и парой межжелудочковых костей. Наддорсальные элементы также могут быть включены в качестве второстепенных факторов. Супраосновные дорсальные кости совместно окостеневают со своими бази-дорсальными костями, а затем соединяются, образуя обычный непарный нервный отросток большинства костистых рыб, или, как у *Amia*, они остаются отличными друг от друга и очевидны как двойной отросток. У *лепидостеи* эти элементы совместно окостеневают с нервными дугами и образуют постзигапофизы. Супра-интердорсальные органы были идентифицированы у эмбриона как отдельные элементы, но их возможная судьба не всегда известна. У *чешуекрылых* они сохраняются как отдельные хрящи у взрослых особей (рис. 118, А). Обычно присутствуют хорошо развитые костистые ребра. Нижние дуги хвоста образованы отростками парапофизов и их ребер, или только последними, и их вентральным соединением с образованием нижних шипов; следовательно, каждая дуга всегда включает пару реберных элементов. При наличии таких общих черт у некоторых из этих рыб есть определенные заметные вариации, на которые можно сделать краткую ссылку.

В настоящее время мало что известно о развитии позвоночного столба у любого из двух существующих родов Crossopterygii, *Polypterus*[184] и *Calamichthys*, и, следовательно, точный способ группировки их позвоночных компонентов для формирования позвонков неизвестен. Состояние позвоночного столба у ископаемых форм сильно различается в разных семействах, но ни у кого оно не отличается такой специализацией, как у выживших представителей этой группы. У девонских голоптихид и даже у таких сравнительно недавних родов, как целакант *Macropoma* из верхнего мела, сохранение хорды и отсутствие центра указывают на очень примитивную стадию эволюции позвонков. Девонские и каменноугольные Rhizodontidae (например, *Eusthenopteron* и *Rhizodus*), напротив, по-видимому, имели хорошо окостеневшие кольцевидные позвонки.

В каудальной области *Amia* бази-дорсальные и бази-вентральные кости, а также междорсальные и межжелудочковые кости образуют отдельные центральные дуги, которые остаются отчетливыми; следовательно, каждый позвонок двойной, и наблюдается регулярное чередование дугообразных "прецентров" и бездуговых "постцентров" (рис. 117, D). В области туловища пре- и постцентральные позвонки срослись, и в этой области позвонки едины.

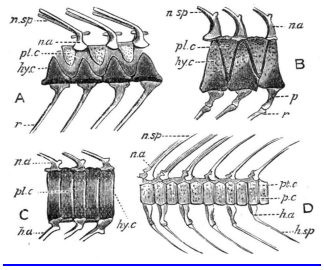


Рис. 117.—**A**, прекаудальные позвонки *Caturus furcatus*; **B**, аналогичные позвонки *Eurycormus speciosus*; **C**, хвостовые позвонки последнего вида; **D**, хвостовые позвонки *Amia calva*. *h.a*, Гемальная дуга; *h.sp*, гемальный позвоночник; *hy.c*, гипоцентр; *n.a*, нервная дуга; *n.sp*, нервный корешок; *p*, парапофиз; *p.c.*, предцентр; *p.c.*, плевроцентр; *pt.c.*, постцентр; *r*, ребро. (После Циттеля.)

Очень примитивный тип позвоночного столба встречается у некоторых юрских союзников *Амии*, у которых определенные компоненты позвонков, входящие во взрослую *Амию*, сохраняют некоторую степень своей примитивной отчетливости.[185] Таким образом, в прекаудальной области *эврикормуса* (рис. 117, Б) имеется ряд чередующихся дорсальных и вентральных костных полуколец, которые между собой полностью заключают стойкую хорду. Каждое вентральное полукольцо или "гипоцентр" представляет собой пару сросшихся и окостеневших нижнечелюстных костей и, возможно, также пару включенных межжелудочковых костей и поддерживает дорсально пару нижнечелюстных костей, образуя нервную дугу, а с боков - пару ребер. Дорсальные полукольца, или "центральная плевра", аналогично представляют собой сросшиеся и окостеневшие пары межреберных мышц. В хвосте следует заметить изменения, приближающиеся к тем, которые наблюдаются в каудальной области *Amia* (С). За счет роста вентральных дугообразных полуколец и их преобразования в полные кольца, окружающие хорду, образуются зарождающиеся прецентрические полукольца, а за счет аналогичной модификации растущих вниз дорсальных полуколец без дуги образуются структуры, сравнимые с постцентрическими. Короче говоря, *Eurycormus*, а также такие другие вымершие роды амиоидных, как *Caturus* (рис. 117, А), *Callopterus* и *Euthynotus*, сохраняют во взрослом организме стадию эволюции позвонков, которая тесно связана с переходными стадиями у эмбриональных и молодых форм *Amia*.

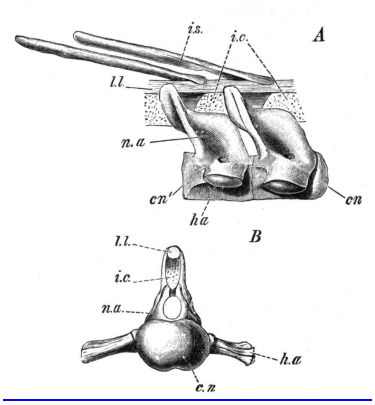


Рис. 118.—**A**, two vertebrae from the trunk-region of *Lepidosteus*; **B**, anterior face of a vertebra. *c.n*, Anterior convex face of the centrum; *c.n′*, posterior concave face; *h.a*, parapophysis, with its articular facet for a rib; *i.c*, срединный хрящ, представляющий собой пару сросшихся над-межпозвоночные кости; *i.s*, радиальный элемент спинного плавника; *l.l.*, верхняя продольная связка; *n.a*, нервная дуга. (Из Видерсхайма, в честь Бальфура и У. Н. Паркера.)

Лепидостеус[186] уникален среди существующих Рыб наличием опистоклеточных позвонков; то есть центральные позвонки выпуклые спереди и вогнутые сзади и, следовательно, соединяются друг с другом шаровидными суставами (рис. 118). Это состояние связано с развитием ряда межпозвоночных колец из хряща вокруг хорды. Последующий рост каждого из этих колец внутрь приводит к сужению и, в конечном счете, к полному исчезновению хорды, во многом таким же образом, как при росте обычных centra. Позже эта твердая масса хряща становится поперечно разделенной расщелиной, которая выпуклая спереди и вогнутая сзади (рис. 116, B), и из двух частей одна срастается и совместно окостеневает с центром позвонка спереди, а другая - с той, которая относится к позвонку сзади. Ссылка на рис. 116 покажет, что группировка позвоночных элементов для формирования отдельных позвонков не такая, как в *Amia*.

У доминирующей группы существующих рыб, костистых, центр почти всегда двояковогнутый, хотя у угрей они могут быть плоскими или даже слегка выпуклыми спереди. Ребра отсутствуют у Syngnathidae и у Plectognathi. В дополнение к обычному сочленению между центральными позвонками, позвонки часто сочленяются друг с другом посредством парных отростков, возникающих из переднего края каждой нервной дуги или из центра у основания дуги (предзигапофизы), и встречающихся с аналогичными отростками, которые выступают либо из заднего края дуги переднего позвонка, либо из прилегающей части его центра (постзигапофизы). Кровеносные дуги могут иметь аналогичные процессы (рис. 119). Одна, две или у некоторых костистых костей три пары тонких межмышечных косточек расходятся от центра к миокарду (эпицентрали), или от нервной дуги (эпиневральные косточки), или от ребер (эпиплевральные косточки).

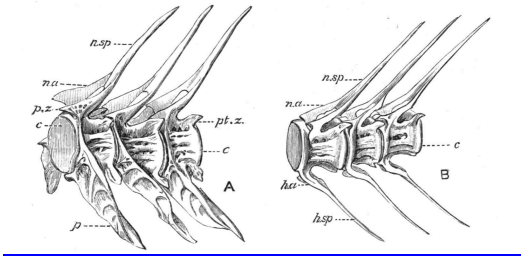


Рис. 119.—**A**, side view of precaudal vertebrae of a Cod (*Gadus morrhua*) without the ribs; **B**, similar view of caudal vertebrae of the same Teleost. *c*, Centrum; *h.a*, haemal arch; *h.sp*, haemal spine; *n.a*, neural arch; *n.sp*, neural spine; *p*, парапофиз; *p.z*, предзигапофиз; *pt.z*, постзигапофиз.

Ребра.—Сомнительно, что структуры, называемые "ребрами", гомологичны у разных групп рыб. По-видимому, существует два вида, различимых как спинные и брюшные ребра (рис. 156). Спинные ребра расположены в волокнистой ткани, отделяющей эпиаксиальные мышцы стенки тела от гипаксиальных, и они не принимают участия в формировании кровеносных дуг каудальной области. Брюшные ребра, с другой стороны, всегда лежат внутри гипаксиальных мышц и непосредственно снаружи брюшной оболочки целома, и они обычно способствуют формированию кровеносных дуг. К первым относятся ребра эласмобранчей, а ко вторым - ребра костистых и дипных. У одного *полиптеруса* есть оба вида ребер.

Череп.

Череп представляет собой очень сложную структуру, различные компоненты которой различаются как физиологически, так и морфологически. Он состоит (i.) из *черепа*, служащего для ограждения и защиты мозга; (ii.) из *сенсорных капсул*, которые выполняют аналогичную функцию для органов слуха, зрения и обоняния; (iii.) из определенных *позвонков* или элементов позвонков, сросшихся с задней частью черепа; (iv.) из серии *висцеральных дуг*; и (v.) из серии парных или срединных хрящей, развитых по отношению ко рту и ноздрям, которые могут быть в совокупности их называют "*губными*" хрящами.

Череп формируется у эмбриона из двух пар хрящевых стержней или пластинок, развитых в мезобласте головы. Из них задняя пара, или *парахордалы*, лежат в основе задней части мозга и расположены по одной с каждой стороны черепной части хорды. Передняя пара или *трабекулы* расположены перед нотохордой и лежат под передней частью головного мозга.[187] Между их задними конечностями и перед передним окончанием нотохорды находится гипофиз. По мере развития парахордалы сливаются друг с другом и с трабекулами, в то время как последние срастаются спереди, образуя срединную пластинку — мезетмовидный хрящ. Задние части двух трабекул некоторое время остаются отдельными и заключают между собой родничок гипофиза, но позже они сливаются под гипофизом, оставляя, однако, ямку для его приема — гипофизарную ямку. Хрящевые капсулы образуются вокруг черепных органов чувств. *Слуховые или периотические капсулы* срастаются с каждой стороны с парахордами. *Капсулы*зрительного нерва, будь то волокнистые или хрящевые, остаются свободными и не срастаются с прилегающей трабекулярной областью. Сами по себе обонятельные капсулы не развиваются независимо, а формируются в виде боковых выростов из мезетмоидной пластинки. Позже парахордалы и

трабекулы растут вверх с каждой стороны вокруг головного мозга и в большей или меньшей степени сходятся и срастаются на его дорсальной поверхности, таким образом заключая последний орган в полость черепа, оставляя, тем не менее, большое отверстие позади (foramen magnum), через которое головной мозг соединяется со спинным мозгом. В этом состоянии примитивный хрящевой череп с включенными в него чувствительными капсулами достиг стадии, которая постоянно сохраняется у таких рыб, как эласмобранксы.

The *Висцеральные дуги* состоят из нескольких пар изогнутых стержней хряща, сначала простых, но впоследствии сегментированных и развитых в спланхнических мезобластных стенках полости рта и глотки. Каждый стержень соединен со своим собратом срединным хрящом в дне глотки, так что все они образуют ряд дорсально неполных колец, окружающих переднюю часть пищеварительного канала. Несомненно, все висцеральные дуги изначально были жаберными дугами и были расположены между последовательными жаберными щелями таким образом, чтобы поддерживать их стенки и сосудистые складки или жаберные пластинки, которые они давали начало. У рыб большинство дуг все еще сохраняют свою примитивную функцию поддержания жабр, но первая, или нижнечелюстная, дуга была модифицирована для формирования верхней и нижней челюстей, хотя у акул и собакообразных она может располагаться перед жаберной щелью и все еще ассоциироваться с рудиментарными жабрами. Вторая, или подъязычная дуга, менее удалена от состояния жаберной дуги и обычно поддерживает либо функциональную, либо рудиментарную жабру, но у большинства рыб она приобрела вторичную функцию формирования подвеса для прикрепления челюстей к черепу.

Череп обыкновенной рыбы-дога, *Scyllium canicula* (рис. 120),[188] может быть изучен как тип, который у взрослой особи остается хрящевым и не имеет вторичного добавления хрящевых или мембранных костей. У этой Рыбы хондрокраний, или первичный хрящевой череп, имеет вид несколько вдавленной продолговатой коробки, которая имеет сплошную крышу, боковые стенки и дно, но открыта спереди (*передний родничок черепа*), а также сзади (*большое затылочное отверстие*). Задняя, или парахордальная, часть черепа окружает большое затылочное отверстие и образует там *затылочную область*. На вентральном краю затылочного отверстия имеются два выступа, или *затылочные мыщелки*, для сочленения с первым позвонком, а между ними остатки хорды переходят в дно черепа.

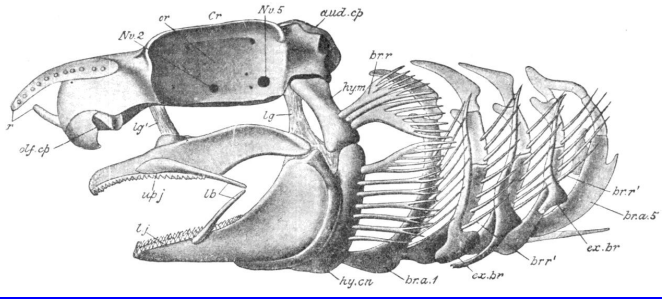


Рис. 120.Вид сбоку черепа обыкновенной рыбы—собачки (*Scyllium canicula*). *aud.cp*, слуховая капсула; *br.a* 1, 5, жаберные дуги; *br.r*, *br.r'*, хрящевые лучи, прикрепленные к подъязычной дуге и первым четырем жаберным дугам; *Cr*, череп; *ex.br*, внебранхиальные хрящи; *hy.cn*, церато-гиальный; *hy.m*, подъязычная кость; *lb*, губные хрящи; *lg*, связки, идущие

от челюстей к черепу и к дистальному концу подъязычной кости; *lg'*, небно-решетчатая связка; *l.j*, нижняя челюсть или хрящ Меккеля; *Nv*. 2, отверстие зрительного нерва; *Nv*. 5, отверстия для пятого и часть VIIth черепных нервов; *olf.cp*, обонятельная капсула; *или* глазница; *up.j*, верхняя челюсть или небно-квадратный хрящ. (Из Видерсхайма, в честь У. К. Паркера.)

В передней части затылочной области два боковых выступа указывают на *периотические капсулы*, а еще более кпереди, в трабекулярной области, бока черепа модифицированы с образованием двух просторных боковых углублений, *орбит*, каждая из которых ограничена сверху и снизу надорбитальным и инфраорбитальным гребнями соответственно, сзади выростом из периотической капсулы (*посторбитальный отросток*), а спереди аналогичным выступом из задней стенки обонятельного нерва. капсула (*латеральный решетчатый отросток*). Перед полостью черепа и орбитами можно увидеть расположенные сбоку куполообразные *обонятельные капсулы*, которые открыты ниже, где носовые мешочки сообщаются с внешней поверхностью. Между двумя капсулами переднее продолжение дна черепа образует уплощенную *мезетмоидальную пластинку*, за которой находится большой, закрытый перепонкой, *передний черепной родничок*. Боковые стенки черепа перфорированы многочисленными отверстиями, некоторые из которых служат для входа или выхода кровеносных сосудов, а другие, в основном относящиеся к внутренним стенкам орбит, для прохождения различных черепных нервов от мозга к различным частям головы. У многих эластичных ветвей корешки определенных передних спинномозговых нервов перфорируют боковые стенки затылочной области и указывают на сращивание компонентов позвонков с черепом. В крыше черепа между двумя периотическими капсулами есть два небольших отверстия на дне общего срединного углубления: через каждое отверстие эндолимфатический проток (*преддверный акведук*) проходит от вестибулярной части органа слуха к внешней части черепа.

Три хрящевых стержня, по одному из свода каждой обонятельной капсулы, и один, *пренозальный* или *ростральный* отросток, из решетчатого хряща, сходятся и сходятся или почти сходятся спереди, образуя трибуну или опору для преоральной, или "надводной", части головы.

Внутренних дуг всего семь. Первая или *дуга нижней челюсти* состоит с каждой стороны из верхней части, *небно-крыловидно-квадратного* или *небно-квадратного* хряща, который проходит вперед в боковой стенке полости рта, вдоль верхнего края рта, его передняя или небная часть изгибается внутрь до связочного соединения со своим собратом под дном черепа. Каждый хрящ имеет направленный вверх отросток (*решетчато-небный отросток*), который соединен подвесной *решетчато-небной связкой* с боковой стенкой черепа позади латерального решетчатого отростка. Нижняя, или вентральная, половина дуги нижней челюсти (*хрящ Меккеля*) похожа по форме на верхнюю; она сочленяется сзади с квадратной частью последней посредством подвижного сустава и отсюда продолжается вперед и вниз по отношению к нижнему краю рта до срединного связочного соединения со своим собратом на противоположной стороне. Небно-крыловидно-квадратный и меккелевы хрящи вместе образуют примитивные верхнюю и нижнюю челюсти и поддерживают зубы. *Подъязычная дуга* также состоит из дорсальной и вентральной половин с каждой стороны. Дорсальная половина или *подъязычно-нижнечелюстной* элемент сочленяется сверху с периотической капсулой. Вентральная часть, или *церато-гиальный*, проходит книзу и соединяется со своим собратом срединной связкой или *бази-гиальным* хрящом, расположенным на дне полости рта. Ряд простых хрящевых лучей (*жаберные лучи*)

прикреплены к задним краям подъязычно-нижнечелюстных и церато-гиальных элементов. Дистальный конец подъязычно-нижнечелюстной кости соединен прочными связками с задними частями как небно-крыловидно-квадратного хряща, так и хряща Меккеля; фактически, подъязычно-нижнечелюстная кость является эффективным подвесом, с помощью которого верхняя и нижняя челюсти соединяются с черепом, и все рыбы, у которых существует такое расположение, называются *гиостилическими*.[189] За подъязычной дугой следуют пять *жаберных дуг*. Каждый из них разделен на дорсальный или *глоточно-бранхиальный* элемент, за которым следует *эпи-*, *церато-* и *гипоранхиальный* фрагмент, но более поздний элемент отсутствует в пятой дуге. Боковые половины последних трех дуг соединены вентрально большим срединным бази-бранхиальным хрящом, но в первой и второй дугах - срединным расположением их соответствующих гипо-бранхиальных элементов. Подобно подъязычно-нижнечелюстному и церато-гиальному сегментам подъязычной дуги, эпи- и церато-бранхиальные элементы всех жаберных дуг, за исключением пятой, окаймлены по своим внешним выпуклым краям серией *жаберных лучей*, и, кроме того, имеются три пары тонких изогнутых хрящевых стержней, или *внебранхиальных элементов*, по отношению к дистальным концам жаберных лучей второй, третьей и четвертой жаберных дуг. Функция жаберных дуг, их жаберных лучей и внебранхиальных хрящей заключается в поддержке межжаберных перегородок, которые разделяют жаберные щели и несут сосудистые жаберные пластинки. Все дуги расположены вблизи внутренних краев перегородок, близко к гипобластному эпителию глотки, в то время как внешние участки перегородок поддерживаются жаберными лучами и внебранхиальными, причем последние расположены непосредственно под наружной кожей. Сегменты дуг подвижно соединены друг с другом связками; и за счет сокращения жаберных мышц дуги могут быть разделены или сближены таким образом, чтобы увеличить или уменьшить размер промежуточных щелей.

The *Губные хрящи* представлены парой тонких стержней по отношению к внешним поверхностям небно-крыловидно-квадратных хрящей и аналогичной парой в отношении мекелевых хрящей. Существует также пара небольших хрящей, связанных с ноздрями. Вероятно, что стержни, составляющие боковые элементы трибуны, принадлежат к той же категории.

У циклостомов и эласмобранчей череп полностью хрящевой, хотя у эласмобранчей он часто может быть поверхностно кальцинирован, и хотя в *плевраканте могут даже быть четко и симметрично расположенные кальцинированные пластинки*, настоящей кости никогда нет. У многих рыб, и особенно у телеостоми, эмбриональный хрящевой череп усложняется добавлением обширной серии соединительных перепонок, образованных в результате окостенения соединительной ткани снаружи от хряща, так что вторичный костный череп формируется снаружи от первичного черепа во многом таким же образом, как вторичный грудной пояс формируется в соединении с первичным поясом. Своим первичным происхождением такие кости, вероятно, обязаны срастанию и смыканию структур экзоскелета (чешуи или кожных шипов). К этим соединительным костям также может быть добавлен ряд костей, образованных в результате фактического превращения черепного хряща в костную ткань (хрящевые кости), которая в большей или меньшей степени у разных рыб заменяет исходный хрящ. Кости черепа удобно классифицировать следующим образом: — (i.) *Кожные или перепончатые кости*. Под этой головой подразумеваются—(*a*) обычные соединительные кости черепа. (*b*) *Зубные кости*, то есть кости, образованные путем сращивания оснований зубов и развитые по отношению к стенкам полости рта.

Вероятно, все кости, несущие зубы, имеют такую природу. (*c*) *Кости сенсорных каналов*, то есть трубчатые кости, развитые вокруг сенсорных каналов головы. Некоторые из этих костей могут вторично приобретать форму и характер соединительных костей, сохраняя при этом защитные связи со своими сенсорными каналами. (ii.) *Хрящевые кости*.

В качестве легкодоступного примера черепа, который приобрел довольно полный набор как хрящевых, так и мембранных костей, сохраняя при этом хорошо развитый первичный череп, может быть описан череп лосося (*Salmo salar*).[190] На ранней стадии развития, даже на второй неделе вылупления, первичный череп все еще полностью хрящевой, и в этом состоянии череп лосося сравним с черепом взрослой рыбы-дога. По мере развития первичный череп дополняется многочисленными покровными костями, которые формируют вторичный череп, а позже появляются хрящевые кости, которые в значительной степени заменяют исходный хрящ. Череп лосося интересен в этом отношении тем, что первичный череп растет вместе с ростом Рыбы, так что у взрослого человека носовая, решетчатая и пренозальная области полностью хрящевые, а в задней части черепа хрящ в значительной степени удерживается между хрящевыми костями.

Обращаясь сначала к хрящевым костям первичного черепа, можно констатировать, что в той части парахордального хряща, окружающей большое затылочное отверстие, образуются средняя *базиокципитальная* кость, которая вогнута сзади, где она сочленяется с центром первого позвонка, *надзатылочная* кость вверху и две расположенные сбоку *экзокципитальные* косточки (рис. 121, 122). Каждая периотическая капсула окостеневает в результате образования пяти костей в примитивной хрящевой массе: *проотической*, *клиновидной*, *опистотической*, *эпиотической* и *птеротической*. Внутренние стенки капсул атрофировались у взрослого человека, и, следовательно, полости, содержащие слуховые органы, выглядят как открытые боковые углубления полости черепа. Перед периотическими капсулами находятся различные кости, которые образуются в хряще трабекулярной части черепа. Таким образом, перед бази-затылочной костью, развитой в хряще дна черепа, находится срединный **Y**-образный *базисфеноид*, а на некотором расстоянии над ним с каждой стороны *алисфеноид*, который помогает формировать боковую стенку полости черепа. Между глазами боковые стенки черепа срастаются, образуя вертикальную межорбитальную перегородку, и, как следствие, две *орбито-клиновидные* кости, которые обычно образуют боковые стенки черепа в этой области, частично сливаются по срединной линии и закрывают полость черепа спереди. Единственными хрящевыми костями, обнаруженными в массивной постоянной части первичного черепа, которая образует преорбитальную область, являются выступающие *боковые решетчатые кости*, образующие задние границы углублений для органов обоняния и отделяющие последние от орбит.

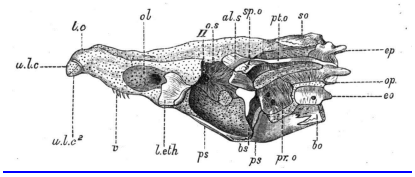


Рис. 121.Вид сбоку черепа лосося (*Salmo salar*). Большая часть перепончатых костей и челюстей были удалены. Хрящ точечный. *al.s*, алисфеноидный; *bo*, базиокципитальный; *bs*, базисфеноидный; *eo*, экзокципитальный; *ep*, эпиотический; *l.eth*, латеральная решетчатая кость; *ol*, обонятельная капсула; *op*, опистозный; *os*, орбито-клиновидная кость; *pr.o* ,

проотический; *ps*, парасфеноидный; *pt.o*, птеротический; *so*, надзатылочный; *sp.o*, клиновидный; *t.c.*, роговица трабекулы; *u.l.c*, *u.l.c*^{2}, первый и второй верхние губные хрящи; *v*, сошник; II, отверстие для зрительного нерва. (От У. К. Паркера.)

Свод и дно первичного черепа завершаются определенными соединительными кожными костями (рис. 123, А). Пара крупных *лобных* костей образуют крышу черепа, а также помогают образовывать крышу в орбитальных впадинах. Позади лобных костей, отделенных друг от друга надзатылочной частью, находится пара маленьких *теменных костей*, а перед лобными костями - срединный *кожный мезетмоид*. Маленькая *носовая* косточка перекрывает каждое обонятельное углубление. Вентрально основание черепа, от бази-затылочной до пренозальной области, укреплено большим *парасфеноидом* сзади и гораздо меньшим *сошником* спереди, оба из которых находятся на небе. Сошник - это зубная кость и, вероятно, также парасфеноид.

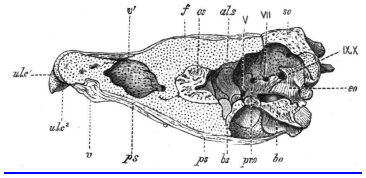


Рис. 122.— Вертикальный и продольный срез черепа *Салмо салара*, показывающий правую половину полости черепа. Хрящ обозначен пунктиром. *f* - лобная часть; *v'*- жиросодержащая полость в брыжеечном хряще; V, VII, IX, X - отверстия для пятого, седьмого, девятого и десятого черепных нервов. Остальные контрольные буквы, как на рис. 121. (От У. К. Паркера.)

Дуга нижней челюсти (рис. 123, Б) более изменена, чем у Рыбы-дога. Небно-крыловидно-квадратные перекладины, или примитивная верхняя челюсть, больше не сходятся спереди под дном черепа, но каждая отдельно сочленяется спереди с латеральной решетчатой костью своей стороны. Хотя каждый стержень все еще частично хрящевой, он в значительной степени заменен либо хрящевыми костями, либо костями, которые начинаются как мембранные кости или как зубные кости и завершают свой рост, вторгаясь в хрящ и частично превращаясь в хрящевые кости. Его передняя часть образована *небной* костью, которая сочленяется с боковой решетчатой костью, а средняя часть - с *крыловидной* и *мезоптеригоидной* костью, в то время как задняя часть окостенела сверху как *метаптеригоид*, а снизу как *четырехугольник*. Последняя сочленяется с нижней челюстью. Функционально, однако, примитивная верхняя челюсть теперь заменена вторичной верхней челюстью, образованной с каждой стороны рядом зубных косточек, расположенных снаружи от первой и сходящихся перед пренозальной областью первичного черепа (рис. 123, А). Серия включает в себя зубную *премаксиллу* и *верхнюю челюсть*, а также маленькую беззубую, похожую на чешую *скуловую* кость. Каждая половина нижней челюсти (рис. 123, А, Б) состоит из стержнеобразного меккелева хряща, или первичной нижней челюсти.

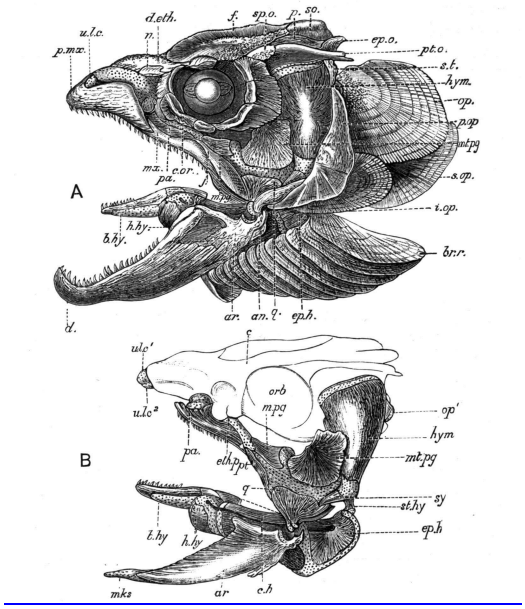


Рис. 123.—**А**, вид левой стороны черепа лосося; **Б**, левая половина первичной верхней и нижней челюстей и подъязычная дуга. Хрящ покрыт точками. *an* - угловой; *ar* - суставной; *b.hy* - базиальный; *br.r* - жаберно-течевые лучи; *c* - череп; *c.h*- церато-гиальный; *c.or* - околоорбитальные кости; *d* - зубная кость; *d.eth* - кожный мезетмовидный; *ep.h* - эпихиальный; *ep.o* - эпиотический; *eth.p* - небно-решетчатый отросток; *f*, лобная; *hy*, гипогиальная; *hym*, подъязычно-нижнечелюстная; *i.op*, межлопаточная; *j*, скуловая кость; *mks*, хрящ Меккеля; *mpg*, мезоптеригоид; *mt.pg*, метаптеригоид; *mx*, верхняя челюсть; *n*, носовой; *op*, крышечная кость; *op'*, мыщелок подъязычно-нижнечелюстной кости для крышечной косточки; *шар*, глазница; *p*, теменной; *pa*, небный; *p.mx*, премаксилла; *p.op*, предплечье; *pt*, крыловидная кость; *pt.o*, птеротический; *q*, квадратный; *so*, надзатылочный; *s.op*, подзатылочный; *sp.o*, клиновидный; *s.t*, надвисочный (или плоский); *st.hy*, шилогубный; *sy*, симплектический; *u.l.c*, *u .l.c'*, верхние губные хрящи; *u.l.c*^{2}, вторая верхняя губа. (От У. К. Паркера.)

Задняя часть его окостенела, образуя *суставную* кость, которая имеет глубоко вогнутую поверхность для сочленения с квадратной костью; а под ней находится небольшая перепончатая кость, *угловая*. Остальная часть хряща частично покрыта с внешней стороны большой зубной косточкой, *дентальной*. Подъязычная дуга похожа на дугу рыбы-собаки, за исключением того, что ее примитивно хрящевые сегменты почти полностью окостенели (рис. 123, Б). Большой верхний сегмент или *подъязычно-нижнечелюстная* кость сочленяется главным образом с крыловидным, но частично также и с клиновидным элементом периотической капсулы; ниже он соединен с тонкой *симплектической* костью, а от соединяющего их хряща зависит остальная часть подъязычной дуги, состоящая последовательно из *шиловидной*, *эпи-гиальной*, *церато-гиальной* и *гипо-гиальной* костей со срединной, несущей зубы, *бази-гиальной*. Небно-крыловидно-квадратная перекладина не имеет прямой связи с черепом, за исключением кпереди, где ее небный элемент сочленяется с латеральной решетчатой костью. Настоящий подвес образован подъязычной и симплектической костями, к которым задние края четырехглавой и метаптеригоидной костей жестко прикреплены швом, следовательно, как и у рыб-собак, череп гиостильный. За подъязычной дугой расположены пять жаберных дуг, которые в целом напоминают таковые у рыбы-дога, за исключением того, что составляющие их сегменты окостенели как хрящевые кости.

Соединенный с подъязычно-нижнечелюстными и церато-гиальными элементами подъязычной дуги, с каждой стороны имеется ряд перепончатых костей для поддержки подвижной крышечки или жаберной крышки. Они состоят из *крышечки* вверху, которая сочленяется с выступающим назад отростком подъязычно-нижнечелюстной кости, за которым последовательно следуют *подперикулярная* и *межперикулярная*, последняя соединена связкой с углом нижней челюсти. Серию завершают десять саблевидных *бранхио-стегальных лучей*, которые прикреплены к церато-гиалоиду и поддерживают нижний край жаберной крышки.

Кости сенсорных каналов представлены у лосося кольцом маленьких костных пластинок, которые окружают глазницу (рис. 123, A), и одной или двумя маленькими косточками, расположенными выше и с внешней стороны каждой периотической капсулы (*чешуйчатые кости*). К ним можно добавить *предплечье*, расположенное снаружи от задних краев подъязычно-нижнечелюстной и квадратной костей, прочно скрепляющее эти кости вместе, а также *заднеприводные кости*, с помощью которых вторичный грудной пояс прикрепляется к черепу. *Носовые* кости также можно рассматривать как относящиеся к тому же ряду.

У других рыб с более или менее полным костным черепом есть определенные дополнительные хрящевые и мембранные кости, которых нет у лосося. Обычно наблюдается срединное окостенение решетчатого хряща, *мезетмовидного*. *Энтоптеригоидную* кость иногда добавляют к небно-крыловидно-квадратному ряду костей. Окостенение передней оконечности каждого меккелева хряща может образовать *менто-меккелеву* кость. Некоторые дополнительные перепончатые кости иногда развиваются по отношению к нижней челюсти, такие как *селезеночная* и *коронарная* кости с внутренней стороны, а также *надугловая* кость под углом челюсти, над угловым элементом. К ним можно добавить особый ряд *инфразубных зубов*, которые у некоторых ископаемых кроссоптеригий (например, у *Rhizodopsis*) окаймляют внешний край челюсти под истинным зубным камнем (рис. 274, A). Система *яремных пластинок* также может образовывать характерный каркас для горла между боковыми половинами нижней челюсти (рис. 274, B). Помимо уже упомянутых, у некоторых рыб присутствуют дополнительные кости сенсорных каналов. Поперечный ряд пластинок (*надвисочных*) иногда пересекает затылочную область позади теменных костей. Существуют также другие канальцевые косточки, которые теряют свою идентичность из-за срастания с определенными черепными или периотическими костями. Таким образом, каждая из птеротических и клиновидных костей часто включает поверхностную кожную кость, передающую участок сенсорного канала, который сросся с ней; и поскольку лобная кость часто имеет аналогичную перфорацию, можно предположить, что она также включает канал-косточку; и то же самое часто можно сказать о суставных и зубных костях нижней челюсти.[191]

Рассмотрев теперь общее строение примитивного хрящевого типа черепа, а также природу, расположение и терминологию различных мембранных и хрящевых костей, которые могут быть добавлены к первому или более или менее полностью заменить его, перейдем к более важным особенностям строения черепа циклостомат и рыб.

У Cyclostomata череп представляет собой замечательное сочетание признаков, у некоторых из которых он более примитивен, чем у любых других черепных костей, в то время как у других он, очевидно, достиг очень высокой степени специализации по признакам, свойственным данной группе, но различающимся в двух подразделениях.

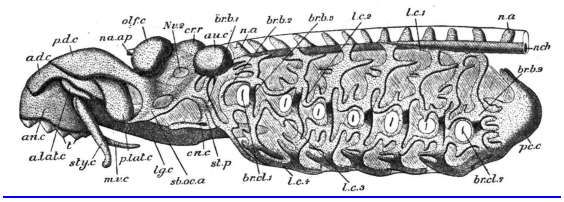


Рис. 124.—Череп с жаберной корзинкой и передней частью позвоночного столба *Petromyzon marinus*. *a.d.c*, передний спинной хрящ; *a.lat.c*, передний латеральный хрящ; *an.c*, кольцевой хрящ; *au.c*, слуховая капсула; *бр.1-9*, вертикальные перекладины жаберной корзинки; *бр.с. .1-7*, наружные жаберные щели; *cn.c*, роговой хрящ; *cr.r*, крыша черепа; *l.c.1-4*, продольные стержни жаберной корзинки; *lg.c*, язычный хрящ; *m.v.c*, срединный вентральный хрящ; *n.a.*, нервные дуги; *na.ap*, носовое отверстие; *n.ch*, хорда; *Nv²*, отверстие для зрительного нерва; *olf.c*, обонятельная капсула; *pc.c*, хрящ, окружающий полость перикарда; *p.d.c*, задний спинной хрящ; *p.lat.c*, заднебоковой хрящ; *sb.oc.a*, подглазничная дуга; *st.p*, шиловидный отросток; *sty.c* , шиловидный хрящ; *t*, зубы. (От Паркера и Хасвелла, в честь У. К. Паркера.)

У миноги[192] (рис. 124) парные парахорды и трабекулы вместе образуют корытообразный хондрокраниум, который имеет только волокнистую крышу, за исключением того места, где тонкая *синотическая* полоса хряща проходит между двумя периотическими капсулами. Дно также является неполным, сохранился большой гипофизарный родничок, указывающий на первоначальное разделение трабекул при передаче гипофизарной или гипофизарной слепой кишки. Хорда пересекает дно парахордальной части черепа до родничка гипофиза, а по бокам синотического кольца слуховые капсулы выступают в форме заметных боковых выступов. Спереди открытый в остальном конец полости черепа закрыт расположенной сзади непарной обонятельной капсулой, которая перфорирована сзади двумя отверстиями для обонятельных нервов и имеет только волокнистую связь со стенками черепа. Кпереди от обонятельной капсулы дно черепа выступает вперед над небом рта в виде большой расширенной с боков пластинки, образованной соединенными передними частями трабекул и, без сомнения, представляющей *мезетмовидный* хрящ рыбы-дога. До сих пор череп не представлял особых трудностей, и по своим общим чертам его можно легко сравнить с черепом эмбрионального Эласмобранча. Что касается остальной части черепа, очевидно, что она была сильно модифицирована, частично для формирования и поддержки скелетного каркаса замечательной сосательно-щечной воронки, а частично для формирования своеобразного скрипучего языкового аппарата. Следовательно, всегда трудно, а иногда и невозможно с уверенностью идентифицировать составные части, представленные в других Черепных коробках. С каждой стороны черепа, под глазом, имеются характерные **V**-образные *подглазничные дуги*. Из двух его ножек задняя непрерывна сверху с периотической областью черепа, а другая - с передней трабекулярной областью, в то время как заостренная вершина направлена косо вниз и вперед. От заднего края задней конечности тонкий *шиловидный отросток* проходит вниз по боковой стенке глотки и заканчивается ниже направленным вперед *роговым* хрящом. Ворсинка, окаймленная по свободному краю рядом щупалец, выступает вперед в ротовую полость из промежутка между ротовыми отверстиями пищевода и жаберным каналом и, вероятно, служит для предотвращения попадания инородных частиц в жаберные мешки. Эта клапаноподобная ткань поддерживается *велярным скелетом*, состоящим из двух боковых хрящей, которые переходят в щупальца и проходят поперечно между внутренними поверхностями двух шиловидных отростков. Верхушка каждой подглазничной дуги соединена с небольшим и несколько треугольным хрящом (*заднелатеральный хрящ*), который направлен вверх и

вперед и находится в боковой стенке полости рта. С некоторой степенью вероятности подглазничную дугу можно сравнить с небно-квадратным хрящом черепа, который стал "аутостильным", чтобы образовать жесткую опору для скелета щечной воронки; шиловидные отростки и роговые хрящи - с подъязычной дугой; в то время как соотношение заднелатеральных хрящей с подглазничными дугами предполагает, что их, возможно, можно рассматривать как меккелевские хрящи, утратившие свою примитивную функцию формирования кусательных челюстей. По средней линии ниже и выступая назад на некоторое расстояние под жаберным каналом, находится длинный и прочный *язычный* хрящ, несущий небольшой срединный и еще меньшую пару боковых хрящей на своем переднем конце, где он поддерживает язычные зубы и выступает в щечную воронку под ротовой полостью. Перед язычным хрящом, соединенный волокнистой тканью с нижним и задним краем *кольцевого* хряща, находится срединный **Т-образный** элемент, *срединный вентральный* хрящ. Было высказано предположение, что язычный хрящ представляет собой свободный базиальный элемент, а срединный вентральный хрящ - эквивалент, неизвестный в других местах, соответствующего элемента дуги нижней челюсти.[193]

Остальные передние элементы черепа в основном являются скелетными опорами для крыши и стенок щечной воронки. Крыша поддерживается расширенным *передним дорсальным* хрящом, который сзади перекрывается решетчатым хрящом, в то время как круглый край воронки укреплен большим *кольцевидным* хрящом. С каждой стороны от последнего имеется тонкий, похожий на стержень, *шиловидный* хрящ, а над последним небольшой *переднебоковой* хрящ. Все эти хрящи обычно называют губными хрящами, и, по крайней мере, возможно, что они имеют представителей в аналогично названных структурах рыбы-собаки и личинок некоторых бесхвостых земноводных. Однако не следует забывать, что кольцевой хрящ имеет некоторое сходство с хрящевым кольцом, которое окружает губы щечной полости у Amphioxus.

Сложный поддерживающий скелет жаберных мешков образует корзинообразную структуру. Он состоит с каждой стороны из девяти несегментированных, неправильно изогнутых и слегка разветвленных хрящевых стержней, расположенных по наружным краям межреберных перегородок, непосредственно внутри кожи. Первый находится непосредственно за шиловидным отростком (подъязычной дугой), второй и третий - перед первым жаберным мешком и позади него, а из остальных по одному находится сразу за каждым из шести последующих жаберных отверстий; над и под каждым жаберным отверстием стержни соединены продольными перекладинами, а также по срединной брюшной линии парой аналогичных частично соединенных стержней. Спинные концы стержней также соединены с каждой стороны другим продольным стержнем, который проходит вдоль хорды и спереди сливается с хондрокраниумом. Стержни, образующие последнюю пару, соединены чашеобразным хрящом, поддерживающим боковую и заднюю стенки перикарда.

Эта своеобразная жаберная корзинка, несомненно, имеет внешнее сходство с жаберными дугами Рыб, но при любом сравнении двух структур хорошо иметь в виду, что жаберные стержни миноги расположены вдоль внешних краев межжаберных перегородок и, следовательно, находятся снаружи от жаберных мешков и жаберных артерий, и, кроме того, что они развиты в соматическом мезобласте эмбриональных протопозвонков, тогда как

настоящие жаберные дуги расположены на внутренних краях перегородок, внутри жаберных артерий. жаберные щели и жаберные артерии берут свое начало из спланхнического слоя мезобласта. Что касается их положения, стержни скорее соответствуют внебранхиальным хрящам эластобранча, чем более глубоко расположенным жаберным дугам.

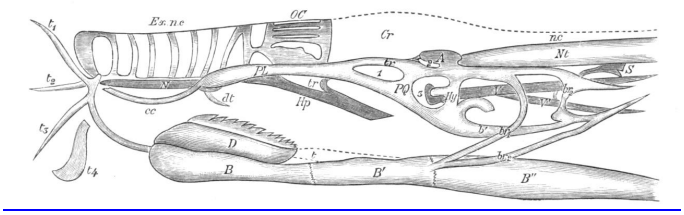


Рис. 125.Вид сбоку черепа *Бделлостомы*; жаберные отверстия и их хрящи опущены. A - слуховая капсула; B, B', B" - передний, средний и задний сегменты язычной дуги; b^1, хрящ, соединяющий подъязычную дугу со второй жаберной дугой; br^1, br^2, первая и вторая жаберные дуги; *c.c.*, венечный хрящ; *Cr*, череп; *D*, зубная пластинка; *dt*, средний дорсальный зуб; *Ex.n.c*, наружная часть носогипофизарного канала; *Hp*, гипофизарная пластинка; *Hy*, подъязычная дуга; *N*, субназальный хрящ; *nc*, нервный канал; *Nt*, хорда; *OC*, обонятельная капсула; *PL*, небная часть небно-квадратного хряща *PQ*; *S*, над- глоточная пластинка, поддерживающая слизистую оболочку; *t*, сухожилие втягивающей мышцы нижней челюсти; t^1, t^2, t^3, щупальцевые хрящи; t^4, хрящ, поддерживающий мочку рта; *tr*, трабекула; V^1, стержень, соединяющий *S* с внутренней поверхностью подъязычной дуги с ее стороны; *V*, наружный латеральный стержень который соединяет V^1; 1, 2, 3, окна. (Изменено Айерсом и Джексоном.)

Хотя череп миксиноидных циклостомов[194] построен по тем же общим линиям, что и у миноги, в некоторых отношениях он более примитивен. Также ясно, что в других чертах череп претерпел заметную специализацию по своим собственным линиям, и в некоторых моментах он, опять же, кажется, меньше отклоняется от более нормального черепного типа. Из более очевидных различий, как показано на примере черепа *Бделлостомы* (рис. 125-127), здесь будет достаточно упомянуть следующее: (i.) Более примитивное состояние хондрокраниума, когда крыша и боковые стенки полости черепа полностью покрыты перепонками. (ii.) Отсутствие сосательно-щечной воронки и наличие ротовых щупалец, связанных с отсутствием сложной системы губных хрящей и заменой их особым скелетом щупалец. (iii.) Особые изменения, вызванные длиной и физиологической важностью носогипофизарного канала и его сообщением с глоткой после перфорации родничка гипофиза в дне черепа.

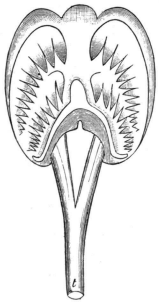


Рис. 126.—Вид верхней поверхности зубной пластинки *Бделлостомы*. *m*, Сухожилие втягивающей мышцы. (От Айерса и Джексона.)

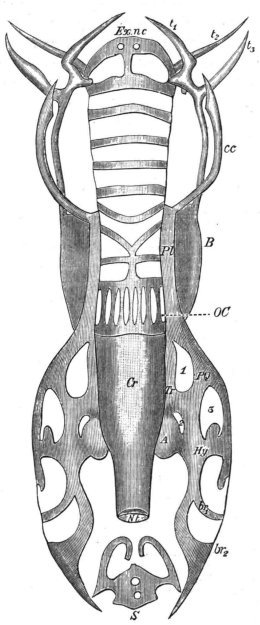


Рис. 127.Вид черепа *Бделлостомы*с тыльной стороны. Буквы-ссылки, как на рис. 125. (После Айерса и Джексона.)

Под эту рубрику можно отнести углубление мезетмовидной или гипофизарной пластинки для поддержки носогипофизарного канала, переднее продолжение и срединное сращение небно-квадратных хрящей противоположных сторон под внешней частью канала, по-видимому, для поддержки последнего, и окружение канала поддерживающими кольцевидными кольцами хряща. (iv.) Наличие двух жаберных дуг, соединенных, как у рыб, со срединным бази-жаберным сегментом, который образует средний из трех отделов языкового аппарата. (v.) Сокращение сложной внежаберной корзинки до небольших изолированных хрящей по отношению к жаберным отверстиям и кожно-пищеводному протоку. (vi.) Необычайное развитие языкового аппарата, о котором было отмечено, что он "доминирует над всем телом, все остальное уступает ему". Хрящи Меккеля представлены либо роговыми хрящами, что представляется наиболее вероятным, или зубной пластинкой (рис. 125, *внизу* и D).

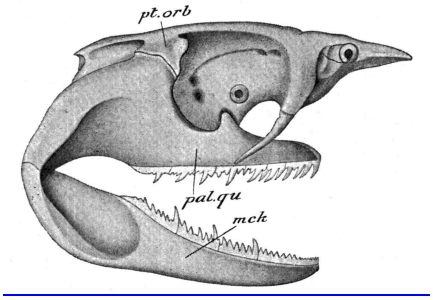


Рис. 128.Вид сбоку черепа *Нотидануса* (*Гептанха*) *cinereus*; *mck*, хрящ Меккеля или примитивная нижняя челюсть; *pal.qu*, небно—квадратный хрящ или примитивная верхняя челюсть; *pt.orb*, посторбитальный отросток черепа, с которым сочленяется посторбитальный отросток небно-квадратной кости. (От Паркера и Хасвелла, в честь Гегенбаура.)

У большинства эласмобранчовых череп по основному строению напоминает череп рыбы-собаки. Наиболее важные модификации в пределах этой группы связаны с различиями в способе прикрепления примитивной верхней челюсти к черепу и количестве жаберных дуг. У большинства эласмобранксов череп гиостильный, как у *Scyllium*, но есть два рода, которые, по-разному, являются исключениями из этого правила. У *Notidanus* задняя часть каждого небно-квадратного хряща растет вверх, образуя мощный посторбитальный отросток, который сочленяется с соответствующим образом модифицированным посторбитальным отростком периотической капсулы (рис. 128); следовательно, примитивная верхняя челюсть приобретает прямое дорсальное соединение с черепом, и, поскольку подъязычная дуга теперь освобождена от какой-либо роли в ее поддержании, подъязычно-нижнечелюстная кость редуцируется до состояния относительно тонкого хрящевого стержня. Благодаря такому расположению как нижнечелюстная, так и подъязычная дуги имеют свои собственные и независимые соединения с черепом, и считается, что череп *амфистильный*.[195] Акула Порт-Джексона (*Heterodontus*) демонстрирует другую, совершенно иную модификацию. У этой Рыбы дорсальный край каждого небно-квадратного хряща входит в глубокую бороздку вдоль нижнелатеральной поверхности черепа и прочно прикреплен к ней связками. Таким образом, сделан первый шаг к тому более полному слиянию двух структур, которое является столь характерной чертой у более типичных *автостильных* рыб, таких как голоцефалы и дипнои. Аутостилизм, будь то начальный, как у *гетеродонта*, или полный, следует рассматривать как вторичную модификацию, которая может быть независимо приобретена у самых разных групп рыб и обычно связана с потребностью в прочной опоре для исключительно массивного зубного ряда.[196]

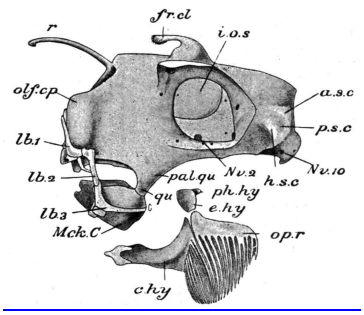


Рис. 129.—Боковой вид черепа *химеры monstrosa*. *a.s.c.*, Положение переднего полукружного канала; *c.hy*- керато-гиальный; *e.hy*- эпи-гиальный; *fr.cl*, лобная защелка; *h.s.c*, положение горизонтального полукружного канала; *i.o.s*, межорбитальная

перегородка; *lb.1*, *lb.2*, *lb.3*, губные хрящи; *Mck.C*, нижняя челюсть; *Nv.2*, отверстие зрительного нерва; *Nv.10*, отверстие блуждающего нерва; *olf.cp*, обонятельная капсула; *op.r*, оперкулярные лучи; *pal.qu*, небно-квадратное; *ph.hy*, глоточно-гиальный, *или* подъязычно-нижнечелюстной; *p.s.c*, положение заднего полукружного канала; *qu*, квадратная область; *r*, рострум. (От Паркера и Хасвелла, в честь Хубрехта.)

У голоцефалов (*например, химеры*[197]) череп сохраняет свое примитивное хрящевое состояние и приобретает несколько своеобразный вид из-за латерального сжатия и вертикального роста межорбитальной и носовой областей (рис. 129). Существует сложный ряд губных хрящей, связанных с вентрально расположенными ноздрями и верхней и нижней челюстями. У самцов *химеры* и *каллоринха*, но не у *Харриотты*, подвижный хрящ прикреплен к крыше черепа и поддерживает лобную застежку. Череп, как правило, автостильный. Вдоль по всей длине своей дорсальной границы небно-квадратный хрящ срастается с нижним боковым краем черепа от периотической до обонятельной области, образуя таким образом треугольную пластинку хряща, основание которой непрерывно с черепом, в то время как направленная вниз вершина обеспечивает суставную поверхность нижней челюсти. Подъязычная дуга развита немногим лучше, чем последующие жаберные дуги, и включает рудиментарную подъязычно-нижнечелюстную, эпи-гиальную и церато-гиальную. Как и в других аутостильных черепах, подъязычно-нижнечелюстной элемент прикреплен связкой к заднему краю небно-квадратной кости, вместо того, чтобы быть соединенным непосредственно с периотической капсулой, и, очевидно, не участвует в поддержании челюстей. Жаберные лучи, служащие опорой крышечной оболочки, прикреплены к цератогиали, и у некоторых из них основания срослись вместе. Пять жаберных дуг напоминают дуги Рыбы-собаки, за исключением того, что они, как правило, сосредоточены под черепом.

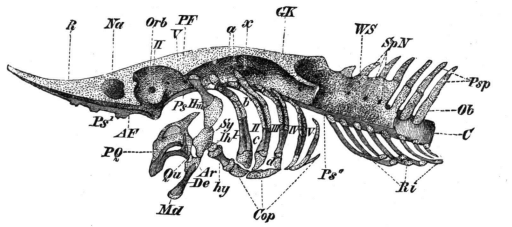


Рис. 130.Вид сбоку черепа осетра с удаленными костями внутренней оболочки. *a*, глоточно—бранхиальный; *AF*, анторбитальный или латеральный решетчатый хрящ; *AR*, суставной; *b*, эпи-бранхиальный; *c*, церато-бранхиальный; *C*, хорда; *Cop*, базибранхиальный; *d*, гипо -жаберный; *De*, зубной; *GK*, слуховая капсула; *Hm*, подъязычно-нижнечелюстной; *hy*, церато-гиальный; *Ih*, межчелюстной; *Md*, нижняя челюсть; *Na*, капсула носа; *Ob*, нервные дуги; *Шар*, орбита; *PF*, посторбитальный отросток; *PQ*, небно-квадратный отросток; *Ps*, *Ps'*, *Ps"*, парасфеноидный; *Psp*, нервные отростки; *Qu*, квадратный; *R*, рострум; *Ri*, ребра; *Sp.N*, отверстия для спинномозговых нервов; *Sy*, симплектический; *WS*, позвоночный столб; *x*, отверстия для блуждающего нерва; I-V, жаберные дуги; II-V, отверстия для зрительного и пятого черепных нервов. (От Паркера и Хасвелла, в честь Видерсхайма.)

Существующие хондростеи,[198] и особенно осетровые, отличаются стойкостью и непрерывным ростом хондрокраниума и отсутствием настоящих хрящевых костей.

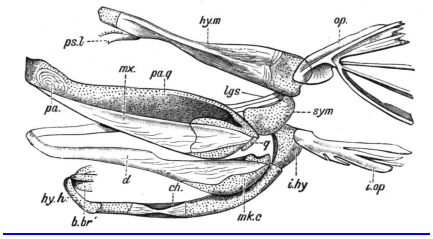


Рис. 131.Вид сбоку первичной и вторичной верхней и нижней челюстей *полиодона*. *b.br*, Первый бази-бранхиальный; *ch*, церато-гиальный; *d*, зубной; *hy.h*, гипогиальный; *hy.m*, подъязычный; *i.hy*, межъягодичный; *i.op*, межлопаточный; *lgs*, связки, соединяющие небно-квадратный хрящ с подъязычно-нижнечелюстным; *mk.c*, Хрящ Меккеля; *mx*, верхняя челюсть; *op*, крышечная кость; *pa*, небная кость; *pa.q*, небно-квадратная кость; *ps.l*, предпухолевая связка; *q*, четырехгранный хрящ; *sym*, симплектический. (С моста.)

Многочисленные кожные косточки покрывают дорсальную поверхность хондрокраниума и лишь в ограниченной степени соответствуют менее многочисленным мембранным костям лосося. К ним добавляются ряд околоорбитальных костей и крупный парасфеноид. Несомненно, наиболее поразительной чертой этих рыб является примитивный характер верхней челюсти. У *полиодона* (рис. 131) небные квадратики полностью хрящевые, и, как и у рыбы-дога, они сходятся спереди под основанием черепа, где соединяются связками. Средняя верхняя челюсть развита слабо и представлена с каждой стороны тонкой, похожей на шину верхней челюстью по отношению к внешней поверхности каждого небно-квадратного хряща, который соединяется со своим собратом спереди. Премаксиллы отсутствуют. Нижняя челюсть также очень примитивна. Хрящи Меккеля устойчивы, и, за исключением менто-меккелевской кости с каждой стороны, они не окостенели, хотя присутствуют мембранные кости, представляющие зубные и селезеночные элементы. Череп гиостильный. Подъязычная кость и жаберные дуги окостенели лишь частично. Каждая крылатая складка поддерживается крышечной и межлопаточной складками, и обе они в некоторой степени сохраняют форму хрящевых подъязычных лучей, которые они заменили. У осетра (рис. 130) верхняя челюсть сильно изменена по сравнению с единственным ртом этой Рыбы. Небно-квадратные хрящи сходятся не только спереди, но и вдоль своих дорсальных краев, и с помощью столь же противоположных и несколько фрагментарных метаптеригоидных хрящей они образуют полноценную вогнутую крышу для выступающего носикообразного рта. Небные, мезоптеригоидные и крыловидные кости соединяются и в какой-то мере заменяют эти хрящи. Короче говоря, череп хондростея занимает интересное промежуточное положение между чисто хрящевым и преимущественно костным типами. Сохранив хорошо развитый и неосцифицированный первичный череп, он приобрел полный вторичный череп из кожных костей. Не менее примечательно состояние челюстей. Уникальные среди телеостоми по наличию типичного эластично-жаберного соединения небно-квадратных хрящей под основанием черепа, хондростеи настолько специализировались, что приобрели некоторые перепончатые кости, которые составляют вторичные челюсти более типичных костистых рыб.

Что касается общего строения черепа, а также характера и расположения его хрящей и мембранных костей, оставшиеся в живых телеостоми имеют много общего с лососем. В целом череп гиостильный, и, в отличие от хондростеи, каждая половина примитивной верхней челюсти отличается от своей собратьи и отдельно сочленяется спереди с боковой решетчатой костью той же стороны небным элементом. Небно-квадратный хрящ всегда более или менее полностью заменен костями, подобными костям лосося, и хотя они часто

несут зубы, как правило, они представляют собой не более чем жесткую опору для фиксации квадратного мыщелка нижней челюсти. Средняя верхняя челюсть почти всегда хорошо развита и включает в себя премаксиллу, а также верхнюю челюсть с каждой стороны. Однако в каждой из второстепенных групп есть определенные черты, которые являются либо отличительными, либо в высшей степени характерными.

У сохранившихся кроссоптеригий (например, у *полиптеруса*[199]) хондрокраниум закончен в решетчатой и посторбитальной областях, за исключением тех мест, где он был частично заменен хрящевыми костями, но в межорбитальной области непрерывность свода прерывается большим родничком, который закрыт только соединяющимися лобными костями (рис. 132, B). В клиновидной кости также имеется большой бази-черепной родничок, закрытый, однако, нижележащим парасфеноидом. Большая "затылочная" кость непрерывно окостеневает в затылочном хряще и полностью окружает большое затылочное отверстие.

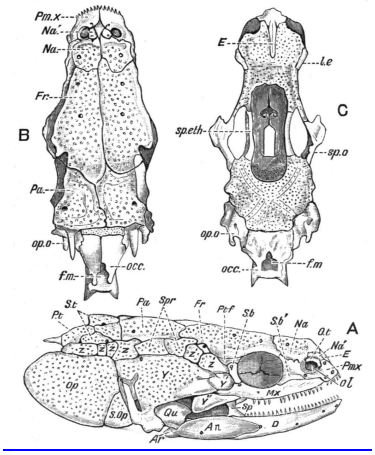


Рис. 132.—**A**, вид сбоку черепа *полиптеруса*; **B**, вид сзади, показаны главные кожные кости; **C**, аналогичный вид хондрокраниума после удаления кожных костей. *An*, угловой; *Ar*, суставной; *D*, зубная кость; *E*, мезетмовидная; *f.m*, большое отверстие; *Fr*, лобная; *l.e*, латеральная решетчатая кость; *Mx*, верхняя челюсть; *Na*, *Na'*, носовые и добавочные кости носа; *occ*, затылочная; *ol*, носовое отверстие; *Op*, крышечная кость; *op.o*, опистозный; *O.t*, *os* оканчивающийся; *Pa*, теменная; *Pm.x*, премаксилла; *P.t*, заднеприводная; *Ptf*, заднелатеральная; *Qu*, квадратная; *S.b*, *S.b'*, околоорбитальные косточки; *S.Op*, подперикулярная; *Sp*, селезеночная; *sp.eth*, клиновидная; *sp.o*, клиновидная; *Spr*, дыхальцевые косточки, между которыми находится дыхало; *S.t*, надвременные кости; *Y* - щечная пластинка (перед крышечкой); *Y'*, *Y''* - меньшие щечные пластинки; *z*, *z*, *z*, *z* - заднеспиракальные косточки; *z'*, *z'* - предспиракальные косточки. В **C** хрящ обозначен точкой. (Из Traquair.)

Проотики и птеротики отсутствуют, а опистотики, по-видимому, сливаются с соответствующими эпиотиками. Дно и боковые стенки межорбитального отдела черепа образованы замечательной "клиновидной" костью, которая занимает положение парных али- и орбито-клиновидных костей у других костистых рыб; а у одного вида, *P. lapradei*,[200] она образует спереди отчетливые трубчатые выемки вокруг обонятельных нервов. Во многих отношениях эта кость удивительно похожа на клиновидную кость лягушки и других бесхвостых земноводных. Присутствуют срединная и латеральная решетчатые кости. В

дополнение к обычным кожным костям, которые образуют свод черепа, имеется поперечный ряд надвисочных пластинок, пересекающих свод черепа позади парных теменных костей (рис. 132, А). Окаймляющий внешние края лобных и теменных костей ряд пре- и постспиракулярных косточек простирается почти до орбит, а между двумя из них, которые образуют клапан, находится само дыхательное отверстие. На внутренней поверхности нижней челюсти имеется зубная щель. Подъязычная дуга не имеет отдельной симплектической кости. Верхнечелюстная и субоперкулярная складки присутствуют, но нет межреберной складки; и если задняя часть большой щечной пластинки, которую пересекает нижнечелюстно-подъязычный сенсорный канал, не представляет собой предбережной складки, то последняя отсутствует. Жаберно-подушечные лучи отсутствуют, но имеется единственная пара крупных яремных пластинок.

Очень мало определенно известно о черепных хрящевых костях ископаемых представителей этой группы, но покрывающие кожу кости, которые имеют общее сходство с костями *Polypterus*, часто несколько более многочисленны, и они образуют очень полный кожный каркас для всей головы. Имеется очень полное кольцо околоорбитальных костей и очень часто кольцо из склеротических пластинок. Часто присутствуют две большие скуловые пластинки. Ничего сопоставимого с пре- и постспиракулярными косточками не известно, но часто можно идентифицировать чешуйчатые и надвисочные косточки. К обычным костям нижней челюсти может быть добавлен ряд нижних пластинок, и помимо парных главных яремных пластинок также может присутствовать небольшая передняя срединная пластинка и ряд небольших боковых яремных пластинок с каждой стороны, как у каменноугольного *ризодопсиса* (рис. 274). Большая часть поверхностных кожных косточек, как у живых, так и у вымерших кроссоптеригий, покрыта снаружи гранулированным или морщинистым слоем эмалеподобного ганоина.

У голостей, и особенно у *амии*, череп более приближен к нормальному костистому типу, представленному черепом лосося. В *Amia*[201] присутствуют все затылочные хрящевые кости - бази-затылочная, две экзокципитальные и надзатылочная; и, за исключением отсутствия птеротического, периотический ряд костей также является полным. Парные али- и орбито-клиновидные отростки образуют боковые стенки межорбитальной части полости черепа. Выше полная хрящевая крыша полости черепа защищена щитом из соединенных швами и покрытых ганоином кожных пластинок. Подъязычно-нижнечелюстной элемент имеет симплектическую кость на своем дистальном конце. Имеется полный ряд крышечных костей, а жабро-подреберные лучи многочисленны. Имеется единственная срединная яремная пластинка. Нижняя челюсть имеет с каждой стороны по пять зубных костей селезенки в дополнение к зубным и угловым костям, в то время как хрящевые кости представлены суставными и менто-меккелевскими элементами. По своему основному строению череп *лепидостея*[202] напоминает череп *Амии*, но он, очевидно, подвергся значительной специализации. У некоторых видов (*например, у L. osseus*) его внешний вид значительно изменяется из-за исключительной длины и сужающейся формы клюва из-за удлинения той части черепа, которая находится между орбитальной и носовой областями; но у *L. platycephalus* уменьшенная длина и большая ширина клюва в сочетании с его несколько уплощенным состоянием придают голове почти крокодильий вид. Среди других отличий можно упомянуть, что у *лепидостея* непрерывность хондрокраниальной крыши прерывается большим верхним родничком. Надзатылочной и латеральной решетчатых костей нет, во всяком случае, в обычном положении. Межорбитальная часть полости черепа в значительной степени стерта за счет образования межорбитальной перегородки,

состоящей из тонкой вертикальной костной пластинки, которая представляет собой либо пару сросшихся орбито-клиновидных отростков, либо пару аналогично модифицированных латеральных решетчатых отростков. В дополнение к обычным кожным костям, в том числе околоорбитальным, чешуйчатым и надвисочным, имеются многочисленные чешуевидные косточки, которые заменяют щечные пластинки у *полиптеруса*. Верхние челюсти разделены на многочисленные зубные косточки, окаймляющие края верхней челюсти. Нижняя челюсть не имеет менто-меккелевских костей, но имеет очень полный набор кожных элементов, включая зубную, коронарную, селезеночную, угловую и надугловую кости в дополнение к суставному хрящу-кости. Одной из наиболее примечательных особенностей черепа *лепидостеуса* является наличие вторичного сочленения между метаптеригоидными костями и парой поперечно удлиненных мыщелков, образованных с каждой стороны боковыми выростами из парасфеноидной и алисфеноидной костей. За счет горизонтального скользящего перемещения первого по последнему обеспечивается боковое расширение и сжатие стенок полости рта, а также разделение и сближение боковых половин верхней челюсти.[203]

В целом костистые[204] более или менее близки к *Amia* по основным особенностям строения их черепа. Есть, однако, некоторые незначительные особенности, которые являются характерными, если не всегда отличительными для данной группы. Как правило, из которого, тем не менее, есть заметные исключения, у взрослого человека практически отсутствует первичный хрящевой каркас черепа, почти весь он поглощен или преобразован в хрящевые кости. Неизменно присутствует надзатылочная кость, и обычно мезетмовидная и базисфеноидная. К периотическому ряду добавляется дополнительная кость, а именно. птеротическая. Надвисочные кости и яремные пластинки всегда отсутствуют, и можно усомниться в том, что менто-меккелевы кости и зубочелюстные соединения когда-либо были развиты в нижней челюсти. Внутри самой группы череп демонстрирует множество заметных модификаций, из которых здесь можно упомянуть лишь некоторые. Форма, размер и характер рта и челюстей, степень, до которой они могут выдвигаться и втягиваться, а также природа зубных рядов являются источником многих характерных изменений в структуре и внешнем виде передней части черепа, и они опять же в значительной степени зависят от различий в привычках и питании. Выступающий рот, или рот, который проецируется вперед, обычно связан с подвеской (подъязычно-нижнечелюстной костью) значительной длины и настолько сильно наклонен вперед, что образует более или менее острый угол с передней частью черепа.

Наличие или отсутствие межорбитальной перегородки также является признаком, при котором происходят значительные вариации. У некоторых костистых костей перегородки нет, и полость черепа вытянута вперед между глазницами, где ее боковые стенки образованы хорошо развитыми парными али- и орбито-клиновидными костями, как, например, у карпа и других карповых. У других сращение стенок черепа сопровождается срединным сращением орбито-клиновидных отростков, так что обнаруживается частично костная и частично хрящевая межорбитальная перегородка, и полость черепа в этой области становится в значительной степени стертой, как у лосося; или орбито-клиновидные отростки могут отсутствовать, хрящ может рассасываться, а межорбитальная перегородка может уменьшаться до вертикальной волокнистой оболочки, простирающейся между передними костями вверху и парасфеноидом внизу, как в случае с треской (*Gadus*).

Интересная модификация некоторых костей первичной и вторичной верхней челюсти происходит у силуридов. У этих рыб верхние челюсти очень маленькие и беззубые и не служат никакой другой цели, кроме формирования базальных опор для верхнечелюстных усиков, в то время как палочковидная небная кость, теряющая связь с крыловидной частью примитивной верхней челюсти, но сохраняющая свое сочленение с боковой решетчатой костью, служит для поддержки верхней челюсти и в то же время получает поддержку мышц, с помощью которых усики перемещаются в различных направлениях.

У плектогнатий премаксиллы окостеневают совместно с верхними челюстями. У костистых костей встречается много других интересных черепных модификаций, и о некоторых из них будет рассказано в последующих главах.

В некоторых отношениях череп дипноя[205] удивительно похож на череп голоцефала, особенно в его типичном аутостилизме; но по наличию как хрящевых, так и мембранных костей он в некоторой степени приближается к черепу телеостомы. Обволакивающие кожные косточки не всегда легко идентифицировать с костями других Рыб. У *Neoceratodus* передняя срединная мембранокостная или кожная мезетмовидная кость покрывает решетчато-носовую область, и с каждой стороны от нее, образуя переднюю границу орбиты, расположена преорбитальная или кожная латеральная решетка. Позади брыжеечной кости находится гораздо более крупная задняя срединная кость, и с каждой стороны своеобразное обратное продолжение кожной латеральной решетчатой кости отделяет ее от чешуйчатого элемента. Последняя кость спускается по наружной поверхности квадратной части небно-квадратного хряща до мыщелка нижней челюсти. В совокупности эти кости образуют довольно полное вложение в верхнюю поверхность черепа, но задняя срединная кость и прилегающие участки кожной латеральной решетчатой кости и чешуйчатой кости широко отделены от нижележащего хондрокраниума мощными челюстными мышцами, и в этом отношении они отличаются от обычных кровельных костей других рыб.

У *протоптеруса* (рис. 133) и *Лепидосирена* (рис. 134) задняя срединная кость отсутствует, и ее место занимает большая лобно-теменная, которая образует большую часть крыши черепа, внутреннюю по отношению к челюстным мышцам, и у последней двуглавая кость намного больше, чем у первой. Околоорбитальные кости присутствуют только у *неоцератодусов*. Крупный парасфеноид поддерживает дно черепа. Вомеры отсутствуют, хотя есть два маленьких вомериных зуба.

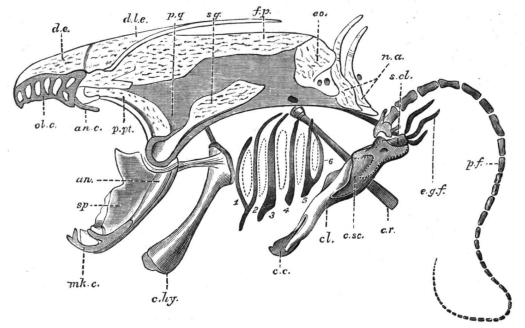


Рис. 133.Вид сбоку черепа *протоптеруса* с грудным поясом и плавником. *an*, угловатый; *an.c*, анторбитальный хрящ; *c.c*, клювовидный хрящ (эпикоракоид); *c.hy*, керато—гиальный; *cl*, ключица; *cr*, ребро черепа; *c.sc*, корако-лопаточный хрящ; *d.e*, кожная решетка; *d.l.e*, кожная латеральная решетка; , *например*,, наружные жабры; *eo*, экзокципитальный; *f.p*, лобно-теменной; *mk.c*, хрящ Меккеля; *н.а.*, нервные дуги; *ol.c*, крыша с отверстиями обонятельная капсула; *p.f*, скелет грудного плавника; *p.pt*, небно-крыловидная кость; *p.q*, небно-квадратный хрящ; *s.cl*, надключичный; *sp*, селезеночный; *sq*, плоский; 1-6, жаберные дуги; сегментация второй и третьей дуг не показана. (Из Видерсхайма.)

Присутствуют относительно небольшие оперкулярные и межоперкулярные кости, и на внутренней поверхности каждой из них можно обнаружить рудиментарные остатки хрящевых подъязычных лучей. Хондрокраниум является полным у *Neoceratodus*, но у остальных родов он претерпел значительное поглощение в межорбитальной области, так что крыша и дно и, частично, даже боковые стенки полости черепа образованы лобно-теменной и парасфеноидной костями. У всех дипноев присутствуют два экзокципиталя. По отношению к вентрально расположенным ноздрям имеются небольшие губные хрящи, а большие боковые выросты из решетчатого хряща придают органам обоняния заметную решетчатую форму крыши. Пара крепких небно-крыловидных костей окаймляет нижние края небно-квадратного хряща, и, сходясь спереди под решетчатой областью, их симфизные оконечности поддерживают крупные небные зубы. Меклеевские хрящи устойчивы у всех двудомных. У *Neoceratodus* каждая из них обрамлена зубной костью и угловатой снаружи, а внутри - селезенкой; но у *Protopterus* и *Lepidosiren* отдельные зубные кости отсутствуют. Подъязычная дуга лучше всего развита у *Neoceratodus*,[206] и включает небольшой подъязычно-нижнечелюстной хрящ, частично костный керато-гиальный и хрящевой гипо-гиальный и бази-гиальный элементы. У других родов (рис. 133) сохраняется только церато-гиал. Жаберные дуги развиты слабо у дипноев. *У нео-цератодуса* их пять, из которых первые четыре разделены на эпи-бранхиальный и церато-бранхиальный сегменты, в то время как пятый неразделенный. У *Protopterus* их шесть, но только второй и третий сегментированы, как у *Neoceratodus*.[207] У *Лепидосирена* все арки представляют собой простые неразделенные стержни.

У всех трех родов череп соответствует одному и тому же общему типу строения, но у *Neoceratodus*он гораздо примитивнее, чем у двух других родов.

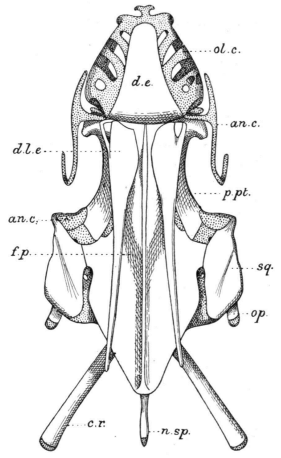


Рис. 134.—Вид черепа *Лепидосирена*. *an.c*, Condyle on the quadrate cartilage for the lower jaw; *n.sp*, neural spine; *op*, крышечная кость. Другие справочные буквы см. на рис. 133. (Из Бриджа.)

Что касается ископаемых дипноев, то можно утверждать, что, насколько они известны, кости крыши черепа более многочисленны, чем у существующих родов, и их нелегко сравнить с костями последних или с уменьшенными в количестве и более определенно расположенными костями большинства телеостоми. Есть также свидетельства того, что у некоторых ископаемых двукрылых (например, у *Dipterus*) хондрокраниум и подвешивающая часть нижней челюсти (небно-квадратная), должно быть, были заменены хрящевыми костями до такой степени, которая не имеет аналогов ни у одного из сохранившихся типов.[208] Яремные кости присутствовали у *Dipterus* и *Phaneropleuron*.

Срединные плавники и аппендикулярный скелет

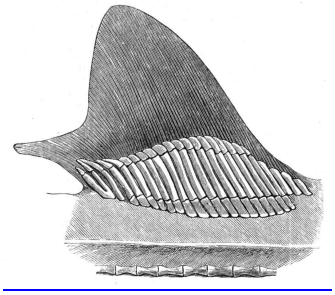


Рис. 135.— Хрящевые радиалии первого спинного плавника *Mustelus antarcticus*. (Из Майварта.)

Срединные плавники.Независимо от того, существуют ли они в форме непрерывного плавника или в виде прерывистых изолированных плавников, срединные плавники снабжены скелетными опорами, а также мышцами, примитивно сформированными из интрузивных скоплений клеток, происходящих из переменного числа соседних миотомов, для их разнообразных движений. Скелетные структуры спинного и анального плавников состоят из ряда костных или хрящевых, палочковидных и обычно трехсегментированныхрадиальных элементов или птеригиофоров,[209] поддерживающих дистально ряд кожных структур в форме многочисленных тонких роговых волокон или кератотрихий, как у Elasmobranchii и Holocephali, или меньшего количества костных кожных лучей-плавников, которые, вероятно, представляют собой модифицированные чешуйки или лепидотрихии,[210] как у телеостоми. Типичный трехсегментированный характер радиалий часто сохраняется у многих существующих эласмобранксов (рис. 135), а также у *Pleuracanthus*, у *Neoceratodus* среди двудольных, у хондростей, у существующих голостейных (рис. 136) и в большей или меньшей степени у нескольких семейств костистых (*например,* Salmonidae, Esocidae, Cyprinidae и некоторых Acanthopterygii); но в последней группе радиалии сильно подвержены редукции, и, следовательно, они, как правило, двухсегментированы, а иногда состоят только из одного проксимального сегмента (например, *гимнотус*). У всех этих рыб проксимальные сегменты самые длинные и стойкие, и когда происходит сокращение, это происходит за счет средних и дистальных сегментов.

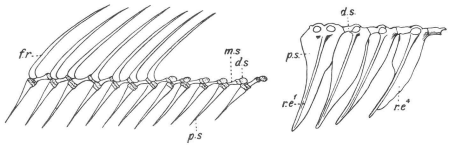


Рис. 136.— Трехсегментные радиалии и плавниковые лучи части спинного плавника *Amia calva*. *p.s.*, *m.s.* и *d.s.*, проксимальный, средний и дистальный сегменты радиала; *f.r.*, плавниковые лучи. (С моста.)

Рис. 137.— Первые четыре радиалии спинного плавника *Mesoprion gembra*, показывающие звенья цепи для кольцеобразных оснований лучей плавника. *m.e.*¹, *m.e.*⁴, Первая и четвертая проксимальные радиалии.

Причину такого уменьшения часто, но не всегда, следует искать в том факте, что всякий раз, когда кожные лучи плавников принимают форму толстых шипов, как в переднем спинном плавнике у многих костистых акантоптеригий, сегментация их радиалий, очевидно, снижает их ценность как опоры скелета, и, следовательно, они редко состоят более чем из проксимальных сегментов, хотя радиалии, которые у тех же рыб поддерживают мягкие лучи, могут быть двусегментными или трехсегментными. Радиалии, однако, представляют собой несегментированные, даже слегка разветвленные, хрящевые стержни у Cyclostomata; короткие простые стержни у Holocephali; и столь же простые костные стержни в спинном плавнике *Polypterus*, где они поддерживают сильные шипы многочисленных плавничков; но они двухсегментированы в анальном плавнике с мягкими лучами. Как упоминалось ранее, пропорциональная доля, занимаемая радиалиями и роговыми волокнами или кожными лучами плавников в поддержании плавников, сильно различается у разных рыб. У Cyclostomata радиалии являются подошвой, а у Elasmobranchs - основными опорами, и они могут доходить почти до свободного края плавника. У более специализированных рыб, как и у большинства телеостоми, дело обстоит наоборот. Радиалии погружаются в мышцы стенки тела и оставляют сильно развитые плавниковые лучи в качестве единственной опоры для видимых частей плавников. У многих рыб наблюдается очевидное сегментарное соответствие между радиальными и позвоночными нервными или гемальными отростками, вплоть до того, что первые равны последним по количеству и сочленяются с их дистальными конечностями, как, например, в хвостовой области *Pleuracanthus* и у существующих дипноев. У других, опять же, как и у большинства телеостоми, такого сегментарного соотношения нет, и радиальные кости более многочисленны, чем позвонки, когда они расположены параллельно. Опоры экзоскелетных плавников находятся в аналогичном соотношении со своими радиалиями, но в обратном порядке. Гораздо более многочисленные, чем радиалии у Elasmobranchs, Holocephali и Dipnoi, первые постепенно редуцируются у Teleostomi, пока у Holostei и Teleostei они не сравняются по количеству с поддерживающими радиалиями. Полное числовое соответствие между нервными и гемальными шипиками, а также радиальными и плавниковыми лучами встречается очень редко и наблюдается только в хвостовой области некоторых кроссоптеригий (*например,* у Coelacanthidae).[211]

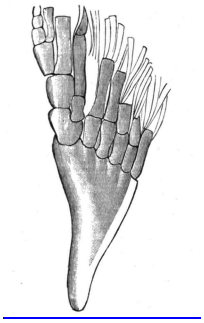


Рис. 138.— Задний спинной плавник *Holoptychius leptopterus* из старого Красного песчаника Нэрншира. На дистальном краю плавника видны следы кожных лучей. (По Смиту Вудворду.)

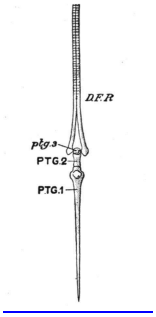


Рис. 139.— Луч кожного плавника и поддерживающий его радиал или птеригиофор у форели (*Salmo fario*). *D.F.R.*, луч кожного плавника; PTG.1, PTG.2, *ptg.3*, проксимальный, средний и дистальный сегменты, из которых состоит трехсегментный радиал; *ptg.3* - хрящевой; два других - костные. (От Паркера и Хасвелла.)

У многих рыб радиалии срединных плавников претерпевают модификации, которые предлагают интересную параллель с ранней стадией эволюции парных плавников из примитивно непрерывных боковых плавников. Концентрация радиалий, которая наблюдается в изолированных срединных плавниках, часто приводит за счет давления роста к полному слиянию проксимальных сегментов большего или меньшего количества радиалий с двумя или тремя базальными опорами или даже с одним базальным фрагментом. Примеры такого базального слияния часты в спинных плавниках эласмобранксов, и такая же модификация также может наблюдаться в анальном плавнике *Pleuracanthus*, и особенно в спинном плавнике девонского кроссоптеригия, *Holoptychius*[212] (рис. 138), где несколько радиалий, которые свободны дистально, объединены своими основаниями в единую базальную часть, или базиптеригий. У большинства костистых поднимающие и опускающие мышцы возникают из радиальных и вводятся в разные точки оснований лучей плавника, и за счет их сокращения последние могут быть либо подняты в вертикальное положение, либо сложены веером вдоль средней линии тела, где, как у некоторых костистых, имеется углубление для их приема. Когда ребристые лучи способны только к простому подъему или опусканию, соединение между радиальным элементом и его ребристым лучом обычно осуществляется с помощью какой-либо формы шарнирного соединения, при этом основание луча отсекает дистальный сегмент лучевой кости (рис. 139). У некоторых костистых костей сочленение этих двух элементов осуществляется с помощью своего рода звена цепи (рис. 137). У тех рыб, у которых срединные плавники способны совершать боковые волнообразные движения, сочленение носит более подвижный характер.

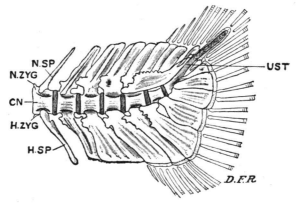


Рис. 140.— Хвостовой конец позвоночного столба форели (*Salmo fario*). CN, Центр; *D.F.R.*, кожные плавниковые лучи; H.SP, гемальный отросток; H.ZYG, гемальный зигапофиз; N.SP, нервный отросток; N.ZYG, нервный зигапофиз; UST, наклоненная вверх, частично окостеневшая и несегментированная концевая часть хорды, или уростиля. (От Паркера и Хасвелла.)

У различных типов хвостового плавника, дифицерковых, гетероцерковых и гомоцерковых, опорные элементы брюшной доли образованы гемальными отростками конечных хвостовых позвонков, которые наклонены назад и часто для этой цели значительно расширены (рис. 140). Дорсальная доля может поддерживаться либо соседними нервными отростками, либо радиалиями, либо и тем, и другим.

Аппендикулярный скелет.[213]—Вероятно, что скелет парных плавников, а также грудной и тазовый пояса были сформированы из поддерживающих радиалий изолированных и увеличенных передней и задней частей примитивно непрерывных боковых плавников путем последовательности структурных модификаций в том же направлении, что и в срединных плавниках. Начальная стадия, вероятно, была отмечена слиянием проксимальных отделов радиалий с образованием базальной опоры или базиптеригиума для свободных дистальных отделов. Впоследствии, возможно, зачаток будущей конечности-пояса отделился от внутренней оконечности базиптеригия, и за счет его дорсального и вентрального роста в стенке тела развилась боковая половина пояса. Последующее соединение двух половинок по срединно-вентральной линии привело к образованию дорсально неполного хрящевого кольца, которое является первичной формой полного пояса конечностей у черепных костей. Примитивный скелет плавника, или "архиптеригий", был сформирован из остатков базиптеригия в сочетании со свободными дистальными радиалиями, которые он нес. Точное строение архиптеригиума является чисто гипотетическим. Возможно, это был бисериальный плавник типа *Pleuracanthus* или *Neoceratodus*, состоящий из хрящевой сегментированной оси, окаймленной вдоль переднего и заднего, или предосевого и постаксиального краев, рядом тонких, простых или сочлененных радиалий (рис. 147); или это могла быть односерийная структура, несколько напоминающая брюшной плавник *Pleuracanthus*, или грудные и брюшные плавники существующих видов. Эластичные жабры (рис. 250, 141), в котором ось, образованная остатком базиптеригия или метаптеригия, имела бахрому радиалий только на своей передней или преаксиальной стороне. Если архиптеригий был бисериальным, то односерийный плавник, вероятно, произошел от него путем последующего подавления всех постаксиальных радиалий; или, если односерийный, то бисериальный плавник развился путем более позднего расширения радиалий до постаксиального края. Данные сравнительной анатомии не являются окончательными относительно природы архиптеригиума, и палеонтология, кажется, поддерживает обе точки зрения с озадачивающей беспристрастностью.[214] Можно признать, что теория боковых плавников предлагает наилучшее решение проблемы происхождения парных плавников, но следует иметь в виду, что ни одна рыба, живая или ископаемая, как известно, не обладает

плавниками такой природы, если только отдельные боковые доли некоторых остракодерм (*например,* Coelolepidae) не являются родственными органами. [215]; непрерывные боковые плавники также никогда не существуют как остатки, если, конечно, двусторонний ряд шипов, которые проходят между грудными и брюшными плавниками у некоторых нижнедевонских акантодеев (например, у *Climatius*), не может рассматриваться в этом свете.

Грудной и тазовый пояса.—Грудной пояс более примитивен у *кладоселаха* и *плевраканта*, чем у любого другого эласмобранка. У первых (рис. 145, А) можно усомниться в том, что пояс вышел за пределы базиптеригиальной стадии, и хотя определенный пояс присутствует у второго рода (рис. 250), его боковые половины сохраняют свою первичную отчетливость. Существующие эласмобранхи, включая голоцефалию, имеют грудной пояс в виде дорсально неполного обруча из хряща, встроенного в мышцы стенки тела, сразу за последней жаберной дугой (рис. 141). Верхняя или дорсальная часть каждой половины - лопатка, а вентральная - клювовидная. Между этими двумя частями пояса, определяя их границы, находятся суставные поверхности для базальных хрящей грудного плавника.

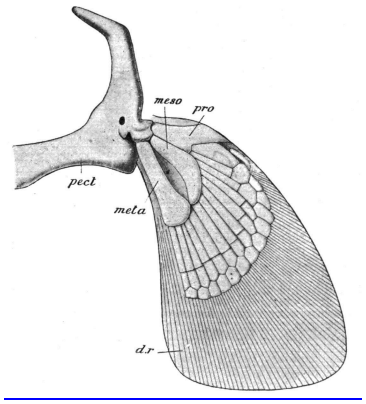


Рис. 141.— Правая половина грудного пояса и плавник эласмобранча (*Chiloscyllium*). *д.р.*, роговые волокна кожи; *мезо*, мезоптеригий; *мета*, метаптеригий; *пектин*, грудной пояс; *про*, проптеригий. (От Паркера и Хасвелла.)

У кладоселаха (рис. 145, Б) не было тазового пояса, и не похоже, что этот примитивный эласмобранк приобрел даже базиптеригий. *Плевракант*, напротив, имел пару тазовых зачатков, отличных от хорошо развитых базиптеригий. У других Elasmobranch имеется отчетливый пояс, образованный срединным соединением примитивно различимых боковых зачатков, состоящий из простого поперечного хряща, встроенного в брюшную стенку, прямо перед отверстием клоаки, и сочленяющего с каждым из своих внешних концов базальный хрящ (метаптеригий) брюшного плавника.

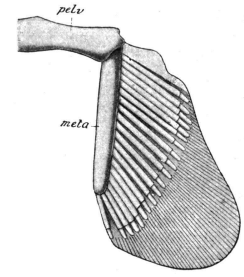


Рис. 142.— Левая половина брюшного пояса и правый брюшной плавник *голоскиллюма*. *мета*, Метаптеригий; *тазовая кость*, тазовый пояс. (От Паркера и Хасвелла.)

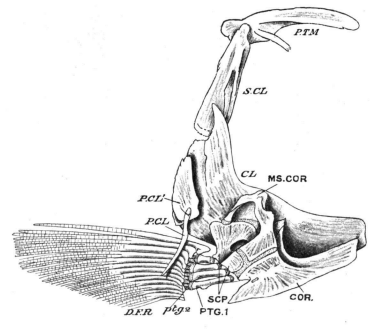


Рис. 143.— Левая половина грудного пояса форели (*Salmo fario*), видимая с внутренней поверхности. *CL*, ключица (cleithrum); КОР, клювовидный отросток; *D.F.R.*, кожные скаты; СР. КОР, мезокоракоидный отросток; *P.CL*, *P.CL '*, заднеключицы; PTG.1, проксимальный отдел; *ptg.2*, дистальные птеригиофоры; *P.TM*, задне-височный; *S.CL*, надключичный; SCP, лопатка. (От Паркера и Хасвелла.)

Иногда на каждом конце пояса имеются зачатки направленных в дорсальном направлении "подвздошных" отростков, но ни у одной рыбы эти отростки никогда не соединяются дорсально с позвоночным столбом. У голоцефалов подвздошные отростки развиты лучше, чем у любых других рыб, но вентрально боковые половины пояса соединены только связками. У телеостоми важные различия наблюдаются в обоих поясах. Первичный хрящевой грудной пояс теперь состоит из отдельных боковых половин, которые не имеют вентрального соединения друг с другом. Кроме того, на внешней поверхности каждой половины развит ряд перепончатых костей, которые образуют вторичный пояс (рис. 143). Сверху вниз ряд включает надключицу и ключицу (костистая ключица), которые присутствуют всегда, и к ним могут быть добавлены в Crossopterygii и Chondrostei инфраключица или собственно ключица, в то время как одна или две "постключицы" могут присутствовать по отношению к заднему краю ключицы. Подключичники или, при их отсутствии, ключицы (*например,* голостные и большинство костистых) обычно сходятся в срединном вентральном симфизе, так что вторичный пояс имеет тенденцию приобретать характерное обручообразное расположение своих частей, которое было утрачено в первичном пояске. С развитием костного вторичного пояса первичный пояс (лопатка и клювовидная кость) значительно сокращается и, как правило, делает немногим больше, чем соединяет плавники с ключицей. Вторичный пояс приобретает дорсальное соединение с черепом с каждой стороны посредством заднеприводной кости, которая прикрепляется ниже к надключице и выше к периотической капсуле. У Chondrostei и Dipnoi первичный пояс сохраняет свое примитивное хрящевое состояние, но у Crossopterygii, Holostei и у всех костистых он окостенел в виде отдельных лопаток и клювовидных отростков. К ним у некоторых костистых костей может быть добавлен мезокоракоид, образованный отдельным окостенением клювовидного хряща (рис. 143).[216]

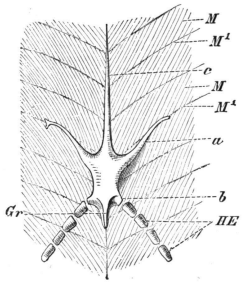


Рис. 144.Вид тазового пояса *протоптеруса* с брюшка. *a*, препубический отросток; *b*, боковой отросток плавника; *c*, надлобковый отросток; *Gr*, гребень у истоков мышц плавника; *HE*, скелет плавника; *M*, миотомы; *M'*, миокомматы. (Из Видерсхайма.)

За возможным исключением небольших парных или срединных хрящей, вставленных между внутренними оконечностями базиптеригий у *Polypterus* и нескольких других телеостоми, тазовый пояс отсутствует у всех существующих представителей этой группы, поскольку он либо полностью подавлен, либо остается неотделенным от базиптеригий брюшных плавников.[217] У дипноя (рис. 144) имеется настоящий тазовый пояс, который в

некоторых чертах напоминает таковой у некоторых хвостатых земноводных. Он представлен срединной, ромбовидной, хрящевой пластинкой, переходящей спереди в длинный сужающийся надлобковый отросток, а с каждой стороны от него - в наклоненный вперед препубочный отросток. Задняя часть пластинки имеет два коротких отростка для базальных хрящей брюшных плавников. Однако от подвздошных отростков нет и следа.

Грудные плавники.—Скелет грудных плавников демонстрирует заметные структурные вариации у разных эласмобранчей. У существующих представителей группы два крупных базальных хряща, проптеригий и мезоптеригий, образуются в результате концентрации и слияния проксимальных отделов некоторых преаксиальных радиалий, и они вместе с метаптеригием сочленяются с грудным поясом; следовательно, плавник является как трибазальным, так и односерийным (рис. 141 и 146, А, Б). В разительный контраст со всеми другими эласмобранчами грудной плавник *кладоселаша* (рис. 145, А) гораздо более примитивен, чем у любой другой рыбы. Каждый плавник поддерживается дистальным рядом тонких, более или менее параллельных, несращенных хрящевых радиалий, а базально аналогичным рядом более коротких, крепких и менее многочисленных хрящей, которые, по-видимому, были встроены в стенку тела, весь скелет плавника представляет поразительное сходство с изолированным срединным плавником, в котором поддерживающие радиалии сконцентрировались под действием давления роста, а их проксимальные части были уменьшены в количестве в результате частичного слияния.[218] *У плевраканта*, с другой стороны, был бисериальный плавник, преаксиальные и постаксиальные радиалии поддерживали веерообразные скопления роговых волокон на их дистальных концах (рис. 250).

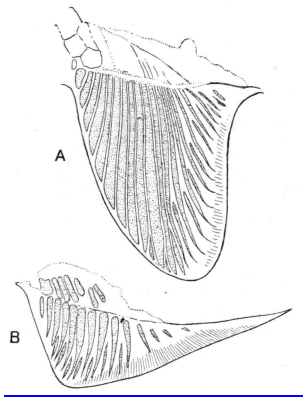


Рис. 145.—**А**, грудной плавник, и **В**, брюшной плавник *кладоселаха*. (От Бэшфорда Дина.)

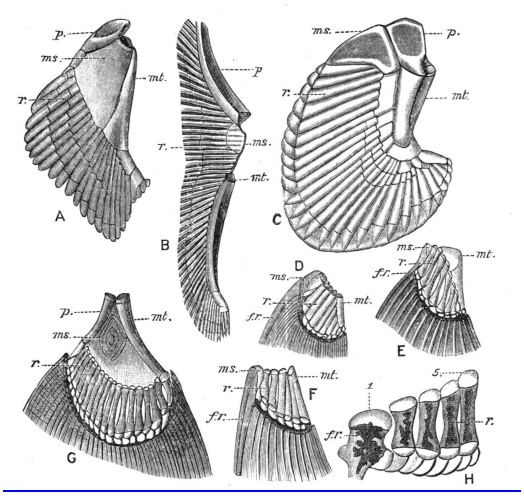


Рис. 146.- Грудные плавники различных рыб. **A**, *Acanthias vulgaris*; **B**, *Raia sp.*; **C**, *Chimaera monstrosa*; **D**, *Acipenser rhynchaeus*; **E**, *Amia calva*; **F**, *Lepidosteus platyrhynchus*; **G**, *Polypterus bichir*; **H**, *Сальмо сальвелинус*. Преаксиальная сторона каждого плавника расположена слева, а постаксиальная - справа. *f.r*, луч кожного плавника; *ms*, мезоптеригий; *mt*, метаптеригий; *p*, проптеригий; *r*, свободные радиалии; 1, 5, преаксиальные и постаксиальные базальные элементы костистости, которые могут быть мезоптеригиальными и метаптеригиальными частями соответственно, три оставшихся базальных части, вероятно, интрузивные. метаптеригиальные радиалии непосредственно сочленяются с грудным поясом. На рисунках B, D, E и F показаны аналогичные интрузивные радиалии. (Из Гегенбаура.)

Широколобый грудной плавник существующих кроссоптеригий (рис. 146, G) является односерийным, очень похожим на таковой у более типичных эласмобранксов.[219] Есть три базальных элемента: проптеригий, мезоптеригий и метаптеригий, каждый из которых поддерживает ряд частично окостеневших радиалий. Мало что известно об элементах эндоскелета широко- или остролопастных плавников ископаемых Crossopterygii, но представляется вероятным, что их расположение было односерийным и сокращенным у туполопастных плавников и бисериальным у остролопастных плавников. У оставшихся костеносных (Actinopterygii) элементов эндоскелета количество и важность постепенно уменьшаются, их место в качестве опор для плавников занимают кожные плавниковые лучи. Кроме того, более трех, обычно нескольких, базальных элементов сочленяются непосредственно с грудным поясом, и, следовательно, плавники становятся многобазальными. В хондростеях и голостях всегда можно распознать метаптеригий, поддерживающий несколько радиалий вдоль своей преаксиальной границы, как у *Acipenser* (рис. 146, D) и *Amia* (рис. 146, E), или только одну, как у *Lepidosteus* (рис. 146, F). Передняя часть плавника поддерживается различным количеством хрящевых или костных радиалий, которые вместе с метаптеригиумом сочленяются с поясом конечностей. В костяных костях процесс сокращения достигает своего максимума. Обычно имеется лишь один ряд коротких косточек в форме песочных часов, из которых постаксиальная может представлять рудиментарный метаптеригий, а иногда имеется также дистальный ряд небольших хрящей или косточек, частично скрытых в щелях оснований кожных лучей-плавников (рис. 146, H). У всех этих рыб плавник представляет собой сильно уменьшенный односерийный плавник, в котором большее или меньшее количество преаксиальных радиалий приобрели прямую вторичную связь с грудным поясом. Из ныне живущих двукрылых *Neoceratodus* имеет почти типичный бисериальный плавник, но, как, по-видимому, бывает у всех известных в настоящее время плавников этого типа, наблюдается заметное отсутствие симметрии в количестве и расположении радиалий по обе стороны от оси. Существует также множество

индивидуальных вариаций. Нет двух абсолютно одинаковых плавников, и радиальные иногда могут разделяться. По очень остро лопастным плавникам оставшихся двулопастных очевидно, что произошла значительная редукция. *Protopterus* утратил все следы постаксиальных радиалий, а у *лепидосирена* атрофировались даже преаксиальные, оставив только длинную суставчатую ось, представляющую первоначально бисериальный плавник.

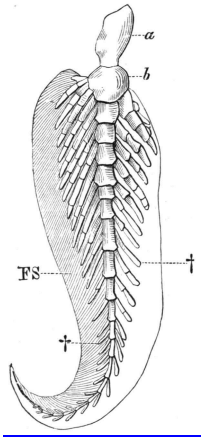


Рис. 147.— Левый грудной плавник *неоцератода*. *a*, *b* - первые два сегмента оси; *FS*- предосевые роговые волокна; †, † - пред- и постосевые радиалии. (После Видерсхайма.)

Брюшные плавники.—Благодаря простоте своего эндоскелетного устройства брюшные плавники *кладоселашей* являются наиболее примитивным типом парных плавников из известных в настоящее время (рис. 145, Б). По общему строению они напоминают грудные, но радиальные меньше по количеству, менее изменены концентрацией и практически не имеют следов базального слияния, если таковые вообще имеются. Добавьте к этим признакам очевидное отсутствие каких-либо следов зачатков брюшка или базиптеригий, и станет очевидно, что брюшные плавники мало чем отличаются от срединных плавников той же Рыбы, за исключением того, что они парные. У *Pleuracanthus* брюшные плавники отличаются от соответствующих грудных тем, что они односерийные, а не бисериальные (рис. 250). Все остальные эласмобранксы, включая голоцефалов, имеют односерийные плавники, которые состоят из большого метаптеригия, поддерживающего преаксиальную бахрому сегментированных радиалий. Иногда присутствует проптеригиум, особенно у некоторых скатов, и, подобно метаптеригиуму, он непосредственно связан с тазовым поясом.

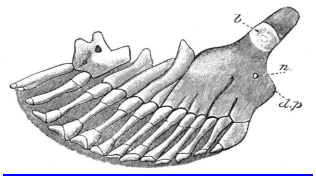


Рис. 148.— Скелет брюшного плавника *Polyodon folium*, вид с брюшка, с передним краем плавника справа; чтобы показать частичное слияние проксимальных частей примитивно различимых радиалий с образованием базиптеригия. *b*,

Внутренняя или мезиальная оконечность базиптеригия; *d.p*, направленный в тыльную сторону рудиментарный подвздошный отросток; *n*, отверстие для нервов. (В честь Раутенфельда.)

Скелет брюшных плавников телеостоми часто чрезвычайно дегенерирован. Возможно, лучше всего это развито у хондростей,[220] где каждый плавник поддерживается многочисленными сегментированными радиалиями, больше или меньше из которых срастаются к основанию плавника, и они образуют большой и слегка окостеневший базиптеригий (рис. 148). У живых кроссоптеригий, голостей и костистых брюшные плавники схожи по основному строению, но сильно дегенерированы. Базиптеригий обычно хорошо развит и всегда костистый (рис. 149), и у многих костистых костей он приобретает настолько обширную шовную связь со своим собратом, что физиологически заменяет настоящий тазовый пояс. На его дистальном конце может быть один ряд небольших хрящевых или костных узелков, представляющих рудиментарные радиалии, как у Crossopterygii, Holostei и костистых, но даже они могут отсутствовать, и тогда кожные лучи-плавники сочленяются непосредственно с базиптеригиумом. Мало что известно о скелете брюшных плавников ископаемых Crossopterygii, но есть свидетельства существования более высокого уровня строения, чем у их сохранившихся собратьев. У *Eusthenopteron*,[221] например, плавник поддерживается осью, состоящей по меньшей мере из трех костных сегментов, с по меньшей мере тремя окостеневшими преаксиальными радиалиями; следовательно, он, очевидно, претерпел меньшую дегенерацию, чем у *Polypterus*, где скелет плавника по существу костистый. У дипноя брюшные плавники похожи на соответствующие грудные плавники, но индивидуальные вариации более выражены, и даже центральная ось может разделяться.[222] У самцов всех существующих эласмобранх, включая голоцефалов, некоторые из более дистально расположенных метаптеригиальных радиалий модифицируются, образуя поддерживающий скелет для органов совокупления, класперов или миксиптеригий. У последней группы передние застежки также снабжены хрящевыми опорами, сочленяющимися с тазовым поясом непосредственно перед брюшными плавниками.

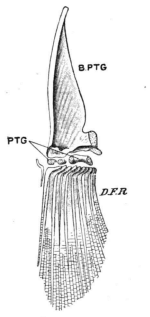


Рис. 149.— Скелет левого брюшного плавника форели (*Salmo fario*), видимый со спинной поверхности. B.PTG - базиптеригиум; *D.F.R*- лучи кожного плавника; PTG - дистальные радиалии. (От Паркера и Хасвелла.)

ГЛАВА IX

Пищеварительный канал представляет собой мышечную трубку с эпителиальной выстилкой, сформированную для приема и переваривания пищи. Она начинается ртом, а оттуда простирается назад через целомудрие, наконец сообщаясь с внешней средой либо через клоакальное, либо через анальное отверстие. Ротовая или буккальная полость, в которую ведет рот, представляет собой стомодеум и выстлана набухшим эпидермисом, в то время как задняя часть клоаки и задний проход выстланы чем-то похожим набухающим эпидермисом, который образует проктодеум. Остальная часть пищеварительного канала, состоящая последовательно из глотки, пищевода, желудка и кишечника, образует брыжейку и выстлана энтодермой. Зубы развиваются из стенок стомодея, а железы для секреции пищеварительных жидкостей - из энтодермы брыжейки.

Зубной ряд.

У миног из числа Cyclostomata развиты зубы в виде желтых конических структур на внутренней поверхности щечной воронки и на конце скрежещущего "языка" (рис. 91, А). Каждый зуб состоит из аксиального сосочка дермы, иногда окружающего полость пульпы, и окружен эпидермисом, а также многослойным роговым конусом, который образует выступающую твердую часть зуба. Кожный сосочек с его эктодермальным вложением имеет поверхностное сходство с зародышем настоящего кальцинированного зуба, но при этом не образуются ни одонтобласты, ни какие-либо отложения кальция, слоистые роговые зубы образуются в результате постепенного превращения последовательных слоев эпидермальных клеток в роговые слои.[223] Старые зубы вертикально заменяются новыми, развивающимися под функциональными зубами. За исключением среднего зуба над ротовым отверстием, у *миксины* и ее союзников есть только язычные зубы. Они имеют гребенчатую форму и образуются в результате базального слияния примитивно различимых зачатков зубов. Структура и развитие зубов циклостом не подтверждают точку зрения о том, что зубы представляют собой дегенеративные кальцинированные структуры. С большей вероятностью они представляют собой стадию в эволюции зубов и кожных отростков, за которой последовала более поздняя стадия, на которой кальцификация вытеснила ороговение как метод укрепления.

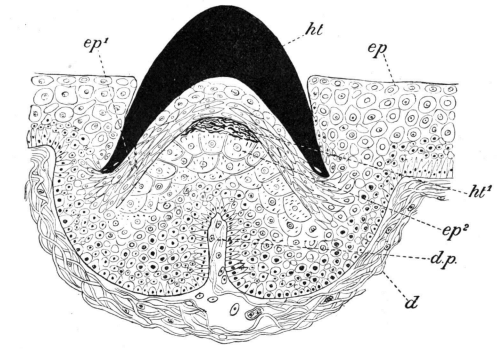


Рис. 150.— Вертикальный разрез развивающегося зуба у *Petromyzon marinus*, показывающий следующий зуб, который только начинает ороговевать на своей вершине под функциональным зубом. *d*, дерма; *d.p*, сосочки кожи; *ep*, эпидермис,

выстилающий щечную воронку; *ep*[1], эпидермис, сформировавший роговой функциональный зуб *ht*; *ep*[2], эпидермис, формирующий роговой конус следующего зуба *ht*[1]. (От Уоррена.)

Настоящие кальцинированные зубы впервые появляются у Рыб, где они принимают форму модификаций структур экзоскелета.[224] Зубы эласмобранчей идентичны по основной структуре, а также по способу своего развития обычным кожным шипикам кожи, а у эмбриона кожные шипики образуют непрерывный ряд с теми, которые образуют челюсти и в конечном итоге становятся зубами (рис. 151). Только позже, когда становятся заметны губы, непрерывность зубов и кожных отростков прерывается, и эти две структуры приобретают свои отличительные черты.

Ткани, из которых состоят зубы рыб, представляют собой (1) *дентин*, который представляет собой несосудистую кальцинированную ткань, пронизанную многочисленными расходящимися разветвленными дентинными канальцами, в которые отходят протоплазматические продолжения клеток (склеробластов), с помощью которых секретируется дентин. Дентин образует большую часть тела зуба. (2) *вазодентин* и (3) *остеодентин* представляют собой модификации обычного дентина, первый из которых содержит разветвляющиеся в его веществе кровеносные сосуды, но не имеет дентинных канальцев, а второй больше напоминает кость. (4) *эмаль*, исключительно плотная, несосудистая, нетрубчатая ткань, которая может иметь или не иметь следов призматической структуры, столь характерной для этой ткани высших позвоночных, образует внешнюю оболочку зубов.

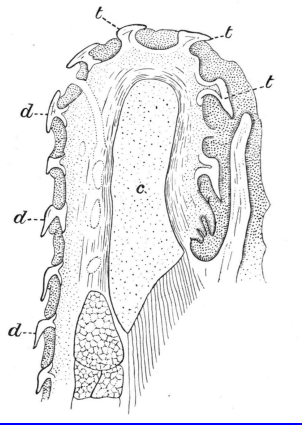


Рис. 151.— Поперечный разрез нижней челюсти эмбриона *Scyllium*, показывающий постепенный переход от кожных шипиков (*d*, *d*, *d*) на внешней поверхности челюсти к зубам (*t*, *t*, *t*) на поверхности рта. *c*, Хрящ нижней челюсти. (Из Гегенбаура.)

Что касается их фиксации, то более примитивные формы зубов, такие как у эласмобранчей, просто встроены в десны и соединены с челюстями только волокнистой тканью; но у некоторых древних ископаемых акул фиксация зубов осуществляется путем взаимного сочленения базальных пластинок зубов друг с другом. У хондростового *полиодона*, столь похожего на акулу во многих других отношениях, зубы также имплантированы базально в десны и совершенно свободны от какой-либо особой связи с челюстными костями. У некоторых костистых особей с подвижными зубами последние просто прикреплены к челюстям волокнистыми и часто эластичными связками, как у щуки (*Esox*) и рыбы-

удильщика (*Lophius*). Однако, как правило, зубы прикреплены непосредственно к костям, развитым по отношению к челюстям. Очень редко, как, например, у некоторых видов Characinidae, зубы имплантируются в глазницы.

Почти все рыбы являются полифиодонтами, то есть старые зубы постоянно заменяются новыми по мере того, как они изнашиваются или выпадают. Например, у акул и собакообразных, у которых зубы расположены рядами, параллельными оси каждой челюсти, функциональные зубы вдоль верхнего края челюсти обычно прямые, в то время как зубы в рядах, расположенных более внутренне, направлены внутрь, в сторону полости рта; а за ними снова находятся ряды развивающихся зубов на разных стадиях роста, частично скрытых под выступающей складкой слизистой оболочки полости рта (рис. 152). По мере утраты используемых зубов они последовательно заменяются внутренними рядами, которые вместе со слизистой оболочкой, в которую они встроены, перемещаются вперед к краю челюсти, где становятся прямыми и функциональными. Зубы голоцефалов и дипноев не выпадают, но потеря, которую они претерпевают в результате износа, восполняется постоянным ростом у их оснований. У телеостоми чередование менее регулярное, новые зубы формируются между старыми зубами или у их оснований. В случае с гнездовыми зубами последовательность обычно вертикальная, новые зубы формируются по бокам от старых; и из-за поглощения оснований последних первые оказываются непосредственно под ними, и в конечном итоге они занимают те же гнезда.

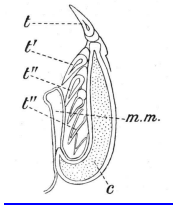


Рис. 152.— Поперечный разрез челюсти Акулы (*Carcharias*), показывающий, как заменяются зубы. *c*, хрящ челюсти; *t*, функциональный зуб; *t'*, его непосредственный преемник; *t''*, *t'''*, еще более молодые зубы, прикрытые складкой слизистой оболочки, *м. м.*. (Из Ridewood.)

Как и следовало ожидать, учитывая замечательное разнообразие привычек и рациона различных рыб, зубы демонстрируют столь же поразительное разнообразие по форме, размеру и структуре. Самый примитивный тип зубов напоминает обычный кожный отросток и представляет собой немногим больше простого заостренного конуса. Несколько эласмобранксов и многие телеостоми обладают зубами такого типа. При уплощении конуса, параллельного оси челюсти, зуб становится треугольным, и тогда края могут либо оставаться гладкими и заостренными, либо они могут усложняться образованием краевых зазубрин или дополнительных базальных выступов, и в результате таких модификаций формируются характерные зубы большинства Эласмобранчей. Простой конус также может быть модифицирован для образования дробящих зубов — коротких, тупых, более или менее полусферических — или даже преобразован в мозаику из шестиугольных пластинок, как у Myliobatidae среди Elasmobranchs. Массивные, уплощенные, спиралевидные дробящие зубы также образуются в результате сращивания соседних зубов или нескольких последовательных зубов, и примеры таких составных зубов у нас есть у Heterodontidae и у палеозойских Cochliodontidae. В результате несколько сходного процесса срастания развились аномальные составные зубы таких костистых животных, как диодоны и

тетродоны, а также рыбы-попугая (*Scarus*). Уникальные зубные структуры голоцефалов, вероятно, представляют собой составные зубы, и несомненно, что весьма характерные зубы дипноев возникли в результате базального слияния примитивно различимых простых конических зубчиков. Зубной ряд часто гетеродонтный. У *гетеродонта* (*Cestracion*), например, передние зубы на каждой челюсти заостренные и цепкие, в то время как задние имеют спиралевидную форму и дробятся. Цепкие и дробящие зубы, похожие на коренные, также присутствуют у костистых, таких как многие из Sparidae, и у рыбы-волка (*Anarrhichas*). Существование половых различий в зубном ряду иллюстрируется на примере скатов (*Raia*), где зубы, которые у самцов простые и заостренные, у самок становятся уплощенными и пластинообразными. Некоторые костистые, такие как Syngnathidae, Cyprinidae и некоторые Siluridae, полностью лишены челюстных зубов.

В дополнение к челюстным зубам, многие костистые кости обладают глоточными или жаберными зубами, развитыми в связи с внутренними краями жаберных дуг, к которым они обычно крепко прикреплены (рис. 352, 412 и 413). Как правило, "глоточный зубной ряд обратно пропорционален степени развития зубов на челюстях".[225] Глоточные зубы сильно различаются по размеру и структуре у разных костистых костей и, подобно челюстным зубам, способны к замене путем вертикальной последовательности. Зубы иногда ограничены нижними глоточными костями (черепно-жаберные образования последней жаберной дуги), и тогда, как у карпа (*Cyprinus*), они могут прокусывать мозолистую подушечку на нижней поверхности бази-затылочной кости; или, как у некоторых губанов (*Labrus*), нижние зубы противопоставлены верхним зубам на верхних глоточных костях (глоточно-жаберные образования большей или меньшей части жаберных дуг). При наличии глоточных зубов вполне вероятно, что они являются основными органами жевания, челюстные зубы используются для захвата или удержания добычи.

Пищеварительный канал.

У рыб никогда не развивается высунутый язык. Рудимент этого органа присутствует в эласмобранхах (рис. 153) и двуперстных мышцах, а также в кроссоптеригиях и обычно состоит из приподнятого участка слизистой оболочки, снабженного свободными боковыми краями и выступающей вперед вершиной; он поддерживается базиальным элементом подъязычной дуги. У кроссоптеригий (например, у *полиптеруса*) язык содержит мышечные волокна, а у двукрылых, у которых этот орган развит лучше, чем у любых других рыб, присутствуют специальные языковые мышцы.

Глотка следует за полостью рта и перфорирована с каждой стороны жаберными щелями (рис. 153, 154). Остальная часть пищеварительного канала значительно различается у разных рыб по степени отчетливости отдельных его отделов и по степени его извитости. Как правило, за глоткой последовательно следуют пищевод, желудок и кишечник (рис. 153), последний заканчивается частью, обычно называемой "прямой кишкой". Границы этих областей не всегда очень очевидны, но обозначаются различиями в размере, изменениями в характере выстилающего эпителия, специальными клапанами или мышцами сфинктера или входом в протоки определенных желез, таких как поджелудочная железа и печень.

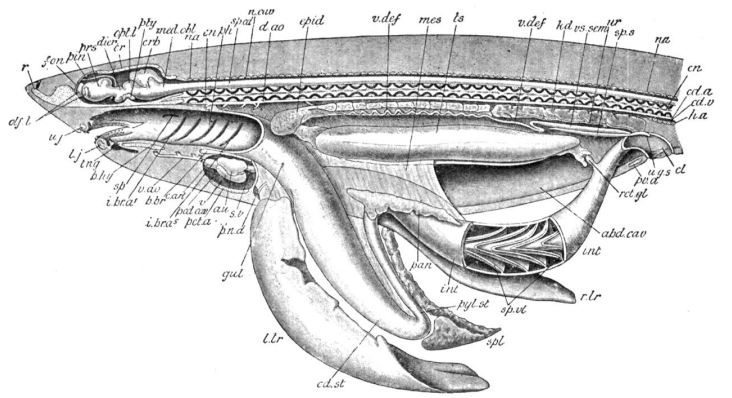


Рис. 153.— Вскрытие самца рыбы-шипа (*Scyllium*). Левая сторона тела обрезается до срединной плоскости таким образом, чтобы обнажить брюшную полость и перикардиальную полость и нервный канал по всей их длине. Пищеварительный канал и печень были оттянуты вниз, а ротовая полость, глотка, часть кишечника и клоака вскрыты. В хрящевой части скелета разбросаны, и кальцинированные участки тела позвонков имеют черный цвет. *Абд.полостях*, брюшной полости; *АУ*, ушной раковины; *б.БР*, Баси-жаберный; *б.хы*, Баси-хиал; *гр.искусство*, артериальный конус; *компакт-диске.а*, каудальная артерия; *компакт-диске.ст*, кардиальная часть желудка; *компакт-диске.в*, каудальной вены; *при CL*, клоака; *спицы*, Центрум, *ЧР*, черепа; *ЦРБ*, мозжечке; *д.АО*, спинной аорты; *Дьен*, thalamencephalon; *epid в деталях*, придатка яичка; *фон*, Родничок; *Гуль*, пищевода; *сек.а*, haemal арки; *я.БР.а*[1]*-я.БР.в*[5], внутренние жаберные щели; *инт*, кишечника; *кд*, почек; *л.Джей*, нижней челюсти; *л.ЛР*, левая доля печени; *мед.обл*, продолговатого мозга; *МОН РК*, брыжейки; *Н.а*, невральные дуги; *Н.КоАП РФ*, нейронный канал; *ФОО.я*, обонятельные доли; *опт.я*, зрительных долей; *Пан*, поджелудочной железы; - *ТСД.КоАП РФ*, перикардиальную полость; *РСТ.а*, грудные арки; *рН*, глотки; *пин-код*, шишковидного тела; *стр. Н.д*, рудимент Мюллерова протока; *ПРС*, prosencephalon; *Пти*, гипофиз; *ПВ.а*, тазовой арки; *пыль.ст*, привратниковой части желудка; *Р*, трибуны; *Р.ЛР*, правой доли печени; *РКИ.гл*, ректальные железы; *СП*, дыхало; *СП.компакт-дисков*, спинного мозга; *шлицов*, селезенки; *СП.ы*, сперма Сак; *СП.вл*, спиральный клапан; *С. в*, венозная пазуха; *ПНП*, язык; *ТС*, яичка; *у.г. ы*, мочеполовой синус; *ЕД.Джей*, верхней челюсти; *УР*, метанефрической воздуховодов; *в*, желудочка; *В. АО*, брюшной аорты; *В. деф*, семявыносящего протока или протока mesonephric; *и Сэм*, vesicula seminalis. (Из Видерсхайма, в честь Ти Джея Паркера.)

Пищевод иногда отделяется от желудка небольшим сужением, но чаще замена плоского эпителия пищевода столбчатым эпителием желудка и появление желудочных желез в стенке последней полости являются единственным различием между двумя областями. Начало кишечника обычно обозначается пилорическим "клапаном" (рис. 155, А, Б) в виде кольцеобразного выступающего внутрь утолщения циркулярно расположенных мышечных волокон конечной оконечности желудка, а также обычно входом в отдельные или объединенные протоки печени и поджелудочной железы; иногда, как у некоторых эластобранчеобразных и двужелюстной кишки, специальным расширением или "Грудной сумкой" (рис. 155, А). Прямая кишка, или терминальная часть кишечника, отличается от остальной части кишечника своим прямым ходом к отверстию клоаки или заднему проходу, а иногда и увеличением в размерах. У *обыкновенной коробочки* и нескольких других костистых[226] дивертикул слепой кишки указывает на начало прямой кишки, в то время как в некоторых случаях преректальная часть кишечника сообщается с увеличенным сегментом прямой кишки сильно суженным клапанным отверстием, что наводит на мысль о подвздошно-кишечном клапане высших позвоночных,[227] как у костистых *кошек*,[228] *Trigla gurnardus* и *Cyclopterus lumpus*.

Соотношение региональных отделов кишечника у рыб с таковыми у других позвоночных несколько сложно определить. Если мы можем рассматривать "ректальную" железу эласмобранксов и слепую кишку некоторых костистых как гомологичные друг другу и слепой кишке высших позвоночных, то может показаться, что гораздо большая часть кишечника рыб, включая ту часть, в которой может быть развит спиральный клапан, гомологична прецекальному сегменту кишечника или тонкой кишке других позвоночных, и что постцекальный отдел, или толстая кишка, последней представлена у рыб только той относительно небольшой частью кишечника, в которой может быть развит спиральный клапан. короткая часть кишечника, лежащая кзади от прямой кишки или ее гомолога у костистых, эквивалент толстой кишки млекопитающих, являющийся, как у амфибий, рептилий и Птиц, практически недифференцированным.[229]

У Cyclostomata пищеварительный канал сохраняет большую часть своей примитивной простоты. Он проходит по прямой от рта к заднему проходу, и обычные области обозначены очень смутно. Те же замечания применимы также к голоцефалам и нескольким костистым рыбам, хотя у этих рыб границы различных областей несколько более четко очерчены. У Дипнои (рис. 155, A) суженный сигмовидный изгиб между несколько расширенным желудком и просторной кишкой является единственным отклонением от прямого хода предыдущих групп.

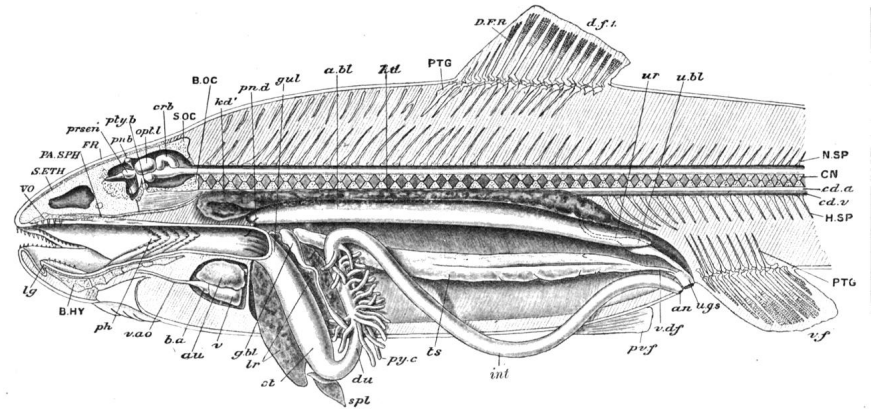


Рис. 154.— Рассечение костистой кости самца (*Сальмо фарио*) с левой стороны. *a.bl*, вскрытый воздушный пузырь; *an*, задний проход; *au*, ушная раковина; *b.a*, bulbus aortae; B.HY, бази-гиальная; B.OC, бази-затылочная; *cd.a*, хвостовая артерия; *cd.v*, хвостовая вена; CN, центр; *crb*, мозжечок; *d.f.1*, первый спинной плавник; *D.F.R.*, лучи кожных плавников; *du*, двенадцатиперстная кишка или передний сегмент кишечника; *FR*, лобная часть; *g.bl*, желчный пузырь; *gul*, пищевод или глотка; H.SP, гемальный орешек; *int*, кишечник; *kd*, почки; *kd'*, "голова-почка"; *lg*, язык; *lr*, печень; N.SP, нервный корешок; *opt.l*, доли зрительного нерва; *PA.SPH*, парасфеноид; *ph*, глотка; *pn.b*, шишковидное тело; *pn.d*, щетинка, переходящая в пневматический проток; *prsen*, проэнцефалон; *pty.b*, гипофиз; PTG , крылообразные или радиальные элементы спинного и брюшного плавников; *pv.f*, брюшной плавник; *py.c*, пилорическая слепая кишка; *S.ETH*, надрешетная кость; S.OC, надзатылочная кость; *spl*, селезенка; *st*, желудок; *ts*, семенник; *u.bl*, мочевой пузырь; *u.g.s*, мочеполовые органы. синус и его наружное отверстие; *ur*, мочеточник или почечный проток; *v*, желудочек; *v.ao*, брюшная аорта; *v.df*, семявыносящий проток; *v.f*, брюшной плавник; *VO*, сошник. (От Паркера и Хасвелла.)

У остальных Рыб степень извитости колеблется в довольно широких пределах. Пищевод обычно прямой и широкий, но у *люто*дейры, среди костистых, он длинный и даже извилистый, а у плектогнатных костистых он образует большой мешковидный вырост ("воздушный мешок"), который простирается спереди до головы и кзади до начала хвоста и сообщается с пищеводом двумя отверстиями. Желудок может иметь **U-образную** форму с вогнутостью, направленной вперед, и состоять из правого ответвления, проходящего назад от пищевода, и левого ответвления, изгибающегося вперед до его соединения с кишечником (рис. 153). В таких случаях желудок и прилегающий к нему отдел кишечника описывают характерную сифональную кривую. У некоторых других Рыб (рис. 160) пищеводная часть желудка заканчивается сзади трубчатым или мешковидным расширением на некотором расстоянии кзади от расположенного сбоку привратника, что указывает на происхождение кишечника. Кишечник прямой или почти прямой у Elasmobranchs, Crossopterygii и Dipnoi, а также у нескольких костистых; но иногда, и очень часто у костистых, он более или менее извит, особенно у некоторых Mugilidae и у Loricariidae, где, как у *Plecostomus*, он расположен многочисленными спиральными витками наподобие часовой пружины. Конечная часть кишечника или прямой кишки либо открывается в клоаку, которая также принимает мочевой и половой протоки, как у эласмобранчей (рис. 153) и дипноев (рис. 155, А), либо открывается наружу через задний проход, расположенный перед отдельными или объединенными мочеполовыми протоками, как в случае со всеми остальными группами рыб (рис. 154). Отверстие клоаки неизменно расположено вблизи стыка хвостовой и туловищной областей и, как правило, имеет срединное положение, редко, как у двукрылых, смещено вправо или влево от средней линии; но анус сильно отличается по положению, иногда сохраняя свое первоначальное положение на заднем конце туловища, как у голоцефалов, хондростей, кроссоптеригий, голостей и многих костистых, или занимая почти любое положение между этой точкой и, как у "Электрических угрей" (Gymnotidae), задним концом туловища. вентральная поверхность горла (рис. 351.)

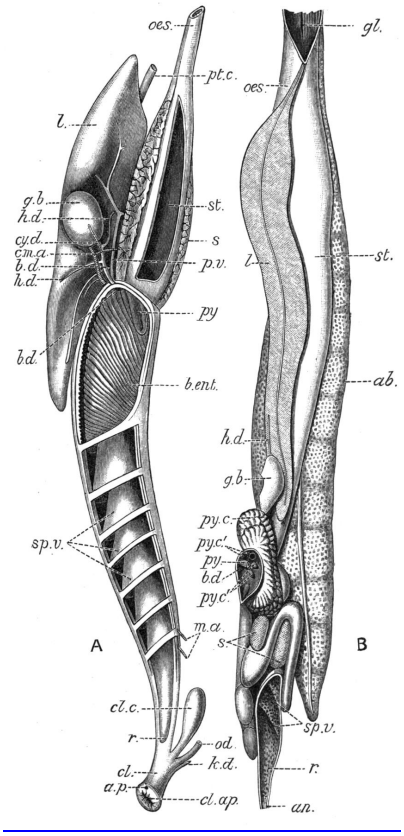


Рис. 155.—**A**, пищеварительный канал и печень самки *протоптеруса*, с левой стороны. Были удалены часть левой стенки желудка и кишечника, а также брюшинная оболочка селезенки. *a.p.*, брюшная пора; *b.d.*, желчный проток; *b.ent*, энцефалическая сумка; *cl*, клоака; *cl.ap*, клоачное отверстие; *cl.c.*, клоачная слепая кишка; *c.m.a*, целиакально-брыжеечная артерия; *cy.m.a., целиакально-брыжеечная артерия. .d*, желчный проток; *k.d*, почечный проток; *m.a*, брыжеечные артерии; *od*, яйцевод; *pt.c*, посткавальная вена или нижняя полая вена; *p.v.*, воротная вена; другие контрольные буквы, как в **B**. (От Ньютона Паркера.) **B**, внутренности взрослой самки *Lepidosteus*, вид с брюшка. Пищевод, начало кишечника и прямая кишка были вскрыты. *ab*, воздушный пузырь; *an*, задний проход; *b.d.*, кишечное отверстие желчного протока; *g.b.*, желчный пузырь; *gl*, пищеводное отверстие воздушного пузыря; *h.d*, печеночный проток; *l*, печень; *oes*, пищевод; *py*, привратник; *py.c*; пилорическая слепая кишка; *py.c'*, четыре кишечных отверстия пилорической слепой оболочки; *r*, прямая кишка; *s*, селезенка; *sp.v*, спиральный клапан; *st*, желудок. (От Бальфура и Ньютона Паркера.)

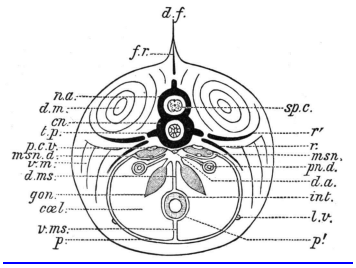


Рис. 156.— поперечный разрез Рыбы, схематический. *cn*, Центр; *coel*, целома; *d.a*, спинная аорта; *d.f*, спинной плавник; *d.m*, спинные мышцы; *d.ms*, спинная брыжейка; *f.r*, луч плавника; *угольник*, гонада; *внутренний* отдел кишечника; *l.v*, боковая вена; *msn*, мезонефрос; *msn.d*, мезонефрический проток; *n.a*, нервная дуга; *p*, париетальный слой брюшины; *p'*,

висцеральный слой; *p.c.v*, задняя кардинальная вена; *pn.d*, Мюллеров проток; *r*, брюшное ребро; *r'*, спинное ребро; *sp.c*, спинной мозг; *t.p*, поперечный отросток; *v.m*, брюшные мышцы; *v.ms*, брюшная брыжейка. (Изменено в честь Паркера и Хасвелла.)

Вся длина пищеварительного канала от пищевода до прямой кишки покрыта снаружи висцеральным слоем брюшины (рис. 156), который гистологически состоит из слоя соединительной ткани, поддерживающего на своей свободной поверхности эпителиальный слой (целомический эпителий). В первую очередь, переходящая брюшина продолжается как дорсально, так и вентрально в двуслойные подвешивающие складки, дорсальную и вентральную брыжейки (*d.ms*, *v.ms*), которые простираются до средне-спинной или средне-вентральной линии брюшной полости. Затем два слоя разделяются и становятся непрерывными с париетальным слоем брюшины, выстилающим всю внутреннюю поверхность стенки тела. Эмбриологически две брыжейки обязаны своим образованием слиянию выше и ниже брыжейки смежных стенок двух латерально расположенных и примитивно различимых целомических полостей. Дорсальная брыжейка у взрослых особей иногда бывает полной, как у миксиноидных циклостоматов и у эласмобранчей *Hypnos subnigrum*,[230] а также у некоторых двукрылых и у нескольких костистых особей, но гораздо чаще она сокращается путем рассасывания до передних и задних остатков, или до серии изолированных полосок, или даже, как у миноги (*Petromyzon*), до нескольких нитей, сопровождающих кровеносные сосуды кишечника. Вентральная брыжейка, напротив, присутствует редко, а если и присутствует, то никогда не бывает полной. У *лепидостеи*[231] говорят, что брюшная брыжейка присутствует в связи с той частью кишечника, которая содержит спиральный клапан. У *Protopterus*,[232], а также у *Neoceratodus*,[233] имеется хорошо развитая брюшная брыжейка по отношению к большей части длины кишечника, хотя в первом двуполостном ее непрерывность прерывается одной или двумя пустотами, а у второго брыжейка неполная кзади. Брюшная брыжейка также присутствует в области кишечника некоторых костистых муранид.[234]

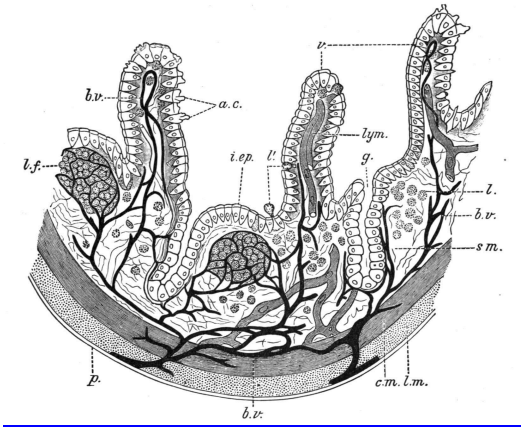


Рис. 157.— Поперечный разрез участка стенки кишечника, объединенный по состоянию, наблюдаемому как у высших, так и у низших позвоночных. Полудиаграмма. *a.c*, эпителиальные клетки в амебоидном состоянии; *b.v*, кровеносные сосуды; *c.m*, круговой мышечный слой; *g*, одна из желез Либеркюна у высших позвоночных; *i.ep*, эпителий кишечника; *l*, лейкоциты; *l'*, лейкоциты в эпителии кишечника; *l.f*, лимфатические фолликулы; *l.m*, продольный мышечный слой; *lym*, лимфатические сосуды; *p*, висцеральный слой брюшины; *sm*, подслизистая оболочка; *v*, ворсинки высших позвоночных. (Из Видерсхайма.)

Внутренняя по отношению к брюшине стенка пищеварительного канала состоит последовательно снаружи внутрь из (1) мышечной оболочки, (2) подслизистой оболочки и (3) эпителиального слоя или слизистой оболочки, причем первые два из этих слоев с добавлением брюшины являются производными внутренней или спланхнической части эмбрионального мезобласта.[235]

За исключением пищевода, где мышечная оболочка в основном состоит из поперечно-полосатых волокон, мускулатура пищеварительного тракта обычно состоит исключительно из не поперечно-полосатых волокон веретенообразной формы, расположенных в два слоя, внешнего слоя из продольно расположенных волокон и внутреннего слоя из циркулярно расположенных волокон (рис. 157), с добавлением в желудке косого слоя между ними. В пищеводе может существовать обратное расположение, при котором кольцевой слой является наружным, а продольный - внутренним. Мышечный покров значительно различается по толщине в разных регионах и у разных рыб, и у Cyclostomata, Holocephali, некоторых костистых и двукрылых может быть очень слабо развит или даже полностью отсутствовать, как в кишечнике рыбы-карги (*миксин*). У жаберной форели (*Salmo stomachicus*),[236] напротив, мускулатура дистального отдела сифонного отдела желудка необычно утолщена, образуя зарождающийся желудок для раздавливания раковин пресноводных моллюсков, которыми питается Рыба. У некоторых кефалей (Mugilidae),[237] настоящий желудок развивается за счет огромного утолщения мышечной оболочки слепой части желудка, полость которой, в результате, уменьшается до простой вертикальной щели и выстлана исключительно толстым роговым эпителием.

Есть несколько исключений из правила, согласно которому мышечные волокна не имеют поперечной борозды. Таким образом, у некоторых костистых, как у линя (*Tinca vulgaris*), поперечно-полосатые волокна продолжаются от пищевода к стенкам желудка и кишечника и образуют там наружный продольный и внутренний кольцевой слои, расположенные снаружи от соответствующих слоев не поперечно-полосатого слоя. У силуроида, *Amiurus*,

поперечно-полосатые волокна наружного кольцевого слоя пищевода продолжаются, хотя и редко, во внутренний кольцевой слой желудка.

Подслизистая оболочка (рис. 157) находится между мышечным слоем снаружи и эпителиальной выстилкой внутри и характерно развита в желудке и даже в большей степени в кишечнике. Гистологически он состоит из каркаса соединительной ткани, заключающего в своих ячейках массы лейкоцитов (лимфоидной ткани), некоторые из которых являются амебоидными и мигрирующими, и могут быть даже обнаружены между клетками кишечного эпителия (включая в некоторых случаях эпителий клоаки), вероятно, активно участвующими в передаче пищевого материала из пищеварительного тракта в лимфатические и кровеносные сосуды; в то время как другие и несколько похожие, но более крупные лейкоциты (фагоциты) участвуют в выведении отходов жизнедеятельности или вредных микроорганизмов. организмы. В дополнение к диффузной лимфоидной ткани подслизистой оболочки, особые округлые или овальные, а иногда и инкапсулированные скопления этой ткани (лимфатические фолликулы) распространены в стенке кишечника (рис. 157) у *Acipenser*, дипноев и некоторых эласмобранксов и, возможно, являются единственными представителями одиночных фолликулов или "пейеровых бляшек" высших позвоночных у Рыб. Масса лимфоидной ткани имеется в оси спирального клапана *желудка*, который сравнивался с аналогично расположенной структурой у *Лепидозирена*.[238] У некоторых Эласмобранксов крупный лимфоидный орган расположен в подслизистой оболочке стенки пищевода, в то время как локальное утолщение ткани наблюдается в пилорическом сфинктере. *Протоптерус* примечателен среди позвоночных необычайным развитием лимфоидной ткани,[239] которая, помимо своего распределения в подслизистой оболочке, в изобилии присутствует между продольным и кольцевым мышечными слоями, а также брюшной и мышечной оболочками кишечника.

В дополнение к лимфоидной ткани подслизистая оболочка содержит неполосатые мышечные клетки и сплетения капиллярных кровеносных сосудов, которые у некоторых гольцов (например, у *мисгурнуса*), где происходит кишечное дыхание, проходят между клетками кишечного эпителия. Сеть лимфатических пространств или сосудов окружает кровеносные сосуды. У некоторых эластобранчеобразных мелкие артерии подслизистой оболочки желудка снабжены особыми мышцами сфинктера, которые иногда опоясывают как артерию, так и соответствующую вену.[240]

Выстилающий эпителий значительно отличается по своему характеру в разных отделах пищеварительного канала. Эпителий полости рта, глотки и переднего отдела пищевода часто бывает плоским и сменяется в задней части пищевода, а также в желудке и кишечнике цилиндрическим эпителием. Как правило, эпителий прямой кишки также столбчатый, но при Эласмобранхах он может становиться плоским. Бокаловидные клетки очень часто встречаются по всей длине пищеварительного тракта, от рта до прямой кишки включительно, вкраплены между поверхностными эпителиальными клетками; в том же положении в кишечнике были обнаружены мигрирующие лейкоциты. Примитивная ресничка пищеварительного канала позвоночных сохраняется в большей или меньшей степени у многих рыб и иногда, но не всегда, связана со слабым развитием мускулатуры. У личиночной формы *петромизона* (*Ammocoetes*) весь канал покрыт ресничками, за исключением глотки и прямой кишки; но у взрослой особи реснички сохраняются только в местах, которых постепенно становится меньше по мере приближения к прямой кишке. Однако у миксиноидов, как говорят, реснички отсутствуют.

У двукрылых (например, у *протоптеруса*) эпителий желудка и кишечника в значительной степени покрыт ресницами, но у эласмобранксов образование ресничек обычно ограничено задней частью пищевода и краем спирального клапана. Среди более распространенных костеносных (например, *Acipenser*, *Lepidosteus*, *Amia*) пищевод, желудок и кишечник могут быть реснитчатыми, но в разной степени у разных родов. Пилорические придатки, когда они присутствуют, также более или менее покрыты ресницами. Однако у костистых относительно редки зарегистрированные случаи образования ресничек. Тем не менее, мерцательный эпителий был обнаружен в кишечнике нескольких видов (например, *Rhombus aculeatus* и *Syngnathus acus*), а также в пилорических придатках; в желудке (например, *Perca* и *Esox*) и даже в пищеводе (например, *Perca*).

Слизистая оболочка, включая подслизистую, часто превращается в различно расположенные разрастания, выступающие в просвет пищеварительного канала; обычно они имеют форму продольных или поперечных гребней или их комбинации, что приводит к образованию ретиформных структур. Простые продольные складки, которые иногда встречаются в пищеводе, желудке и прямой кишке, часто исчезают при растяжении и, вероятно, просто обеспечивают расширение этих полостей во время глотания относительно крупной добычи или для накопления фекалий. С другой стороны, постоянные и часто сложные складки слизистой оболочки кишечника, вероятно, связаны с увеличением площади секрета или всасывания в этой части пищеварительного тракта. В желудке слизистая оболочка обычно гладкая, реже, как у "Электрического угря" (*Gymnotus*), сетчатая. В кишечнике складки принимают весьма характерное и часто сложное расположение.[241] У Cyclostomata складки простые и расположены в продольном направлении. В эластичных ветвях (рис. 158, A) дополнительно присутствуют косо-поперечные складки, которые, соединяясь с продольными гребнями, ограничивают линейные углубления.

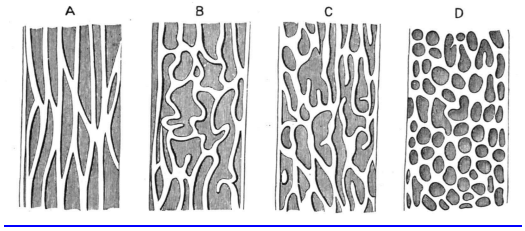


Рис. 158.— Слизистая оболочка кишечника различных рыб, демонстрирующая переход от простых продольных и поперечных складок к криптам. **A** - Упругожильного; **B**, **C** и **D**- различных костистых. (После Видерсхайма.)

У различных телеостоми (рис. 158, B, C, D) соединение двух рядов складок становится более или менее ретиформным, а сеть пересекающихся гребней ограничивает ряд глубоких трубчатых крипт, которые, по-видимому, проникают на значительное расстояние в стенку кишечника и, возможно, предвещают характерные железы Либеркюна млекопитающих. Крипты также могут быть обнаружены в желудке, где они принимают отверстия желудочных желез, как у *Amiurus*, но чаще всего они ограничены кишечником. У двукрылых (например, у *протоптеруса*) слизистая оболочка желудка и — за исключением Энтовой сумки, где присутствует ряд косых складок, — кишечника, напротив, идеально гладкая.

В дополнение к поперечным и продольным складкам слизистая оболочка различных отделов пищеварительного канала часто развивается в более или менее линейные

выросты.[242] В пищеводе они могут быть сосочковидными, как у *Коробочки* и *Цезио*; тупыми у *Acipenser*, твердыми и почти похожими на позвоночник у видов *Ромба*; или в виде пирамидальных загнутых назад отростков с зазубренными или бахромчатыми краями, как у колючей рыбы-дог (*Acanthias вульгарис*). У гигантской акулы (*селаче*) присутствуют аналогичные отростки, которые вблизи желудка становятся необычно длинными и разветвленными, так что вход в эту полость окружен рядом направленных назад древовидных пучков. Своеобразные сосочковидные отростки слизистой оболочки часто присутствуют на спиральном клапане Elasmobranchs, в кишечнике таких костистых, как *Balistes*, *Mugil* и некоторых Pleuronectidae, а также в прямой кишке *Rhombus maximus*.

Из всех выростов из слизистой оболочки пищеварительного канала наиболее характерен так называемый "спиральный клапан" Cyclostomata, Elasmobranchs, Holocephali, Chondrostei, Crossopterygii, Amiidae, Lepidosteidae и Dipnoi. Первое появление этой структуры, вероятно, было в виде прямой продольной складки или гребня, выступающего в полость кишечника, аналогичного, возможно, тифлозолу многих беспозвоночных. Это примитивное состояние не сохраняется ни у каких существующих Рыб, хотя оно может быть близко подобрано к личиночному циклостому (*Ammocoetes*), и, возможно, также обозначено прямой передней частью спирального клапана *Polypterus*. Полностью отсутствующий у миксиноидов, клапан в его простейшем виде представлен, как и у некоторых других циклостомат (например, *Petromyzon*), гребнем слизистой оболочки, который начинается спереди на спинной стороне и, описав частичную спираль при движении назад, заканчивается кзади на брюшной стороне, ширина клапана не превышает половины диаметра кишечника. Этот простой тип клапана повторяется у эмбриональных эласмобранчей, но у взрослых особей этих рыб клапан становится намного сложнее и демонстрирует широкий диапазон структурных вариаций. Повышенная сложность клапана , по-видимому, зависит от нескольких факторов, влияние которых на различные эластичные ветви лучше всего изучать на серии клапанов с прогрессивно более высокой дифференцировкой.[243]

В гипотетическом простом типе клапана, легко выводимом из более примитивного типа *Petromyzon*, можно предположить, что, хотя ширина клапана не превышает полудиаметра кишечника, он располагается в нескольких полных и более или менее приближенных друг к другу спиральных витках, при этом свободный край клапана находится на том же уровне, что и его прикрепленный край, и оставляет открытый осевой канал вдоль центра кишки. Ближайшее приближение к этому гипотетическому типу, которое было не совсем уместно сравнено с *"путешествующим без нуайо"*, возможно, можно найти у акулы-молотилки (*Alopecias vulpes*).

Строение более сложных спиральных створок других эласмобранчей хорошо проиллюстрировано в пределах одного рода *Raia*.

В одном экземпляре *Raia* sp. (Рис. 159, A) последние четыре витка клапана аналогичны виткам гипотетического типа, но более передние из них, из-за большей ширины клапана, которая здесь превышает полудиаметр кишечника, имеют свободные края, отклоненные вниз, в то время как та часть клапана, которая образует первый полувит, свернута внутрь сама на себя, образуя полый конус, открытый дорсально и направленный вершиной вперед. В других примерах дальнейшая модификация вводится за счет увеличения ширины клапана, которая теперь по всей своей длине равна половине диаметра кишечника; и за счет образования осевой колумеллы за счет утолщенного свободного края клапана, который

пересекается центральной полосой нерассеченной мышцы, а также внутрикишечной артерией и веной и занимает место центрального канала предыдущих типов. Клапан, однако, по-прежнему остается обычным, и его свободный край остается на том же уровне, что и соответствующая часть прикрепленного края. В других образцах, опять же, дополнительные осложнения возникают из-за еще большего увеличения ширины клапана, которая теперь превышает, часто значительно, полудиаметр кишечника, и последующего отклонения свободного края клапана либо вперед, либо назад (C и D). Как показано на рисунке C, клапан, в результате обратного отклонения его свободного края, имеет вид гнезда из несовершенных усеченных конусов с направленными назад вершинами, при этом последовательные конусы прилегают друг к другу так близко, что в совокупности образуют центральную коническую камеру со спирально расположенной полостью, обвивающей ее. В D, напротив, свободный край клапана отклонен вперед, так что, как и в C, образуется гнездо из конусов, но вершины следующих друг за другом конусов направлены вперед, а не назад. Несмотря на эти различия в конструкции клапана в целом, первая катушка или полукатушка почти всегда напоминает ту, что описана в A.

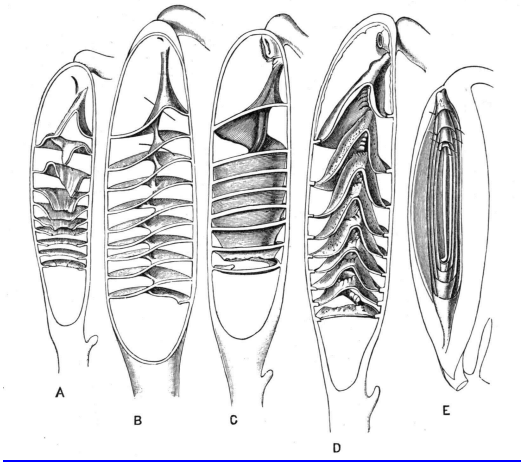


Рис. 159.- Примеры различных типов спирального клапана в Эласмобранчах. **A**, **B**, **C** и **D** у образцов *Raia* spp.; **E** - у *Sphyrna malleus*. **A**, **B** и **D** представляют собой продольные разрезы кишечника, при этом удаляют вентральную часть клапана. На **C** были вырезаны последовательные участки брюшной стенки кишечника. На **E** кишечник был вскрыт по срединно-вентральной линии, и его стенка отражалась вправо и влево; вентральная часть каждого витка "спирального" клапана была удалена. На большинстве рисунков привратник показан в верхней части, а "ректальная" железа - в нижней. (От Т. Джеффри Паркера.)

Очевидно, что структура клапана значительно различается в пределах рода, и можно добавить, что различные промежуточные типы структуры встречаются между A и B, A и C, а также A и D. Индивидуальные вариации, возможно, еще более примечательны и, по-видимому, совершенно не зависят от возраста и пола. В качестве примера можно упомянуть, что клапаны, приближающиеся к тем или иным из тех, что представлены символами C и D, встречаются у разных особей *Raia maculata* одного пола и схожих размеров, даже у молодых особей длиной не более трех дюймов.

Что касается других эласмобранх, то обыкновенная собачья рыба (*Scyllium canicula*)[244] имеет хорошо развитый спиральный клапан, расположенный в двенадцати витках, который конструктивно представляет собой более развитый пример типа D. На существование

значительных индивидуальных различий, тем не менее, указывает тот факт, что в одном исследованном образце клапан был промежуточным между C и D, пять из восьми конусов выступали вперед, а три - назад. В образце *Notidanus* sp.[245] было целых двадцать витков, которые по расположению были промежуточными между B и C, приближаясь, однако, к B. У образца акулы Порт-Джексона (*Heterodontus*)[246] клапан имел восемь витков и по структуре также был промежуточным между B и C, но более приближался к C. Некоторые из молотоголовых акул (например, *Sphyrna malleus*)[247] обладают типом спирального клапана, который значительно отличается от любого из описанных до сих пор и называется "спиральным" клапаном (рис. 159, E). Прикрепленный край клапана проходит прямой продольный путь или, во всяком случае, описывает только пол-оборота и обратно при переходе от пилорического отдела кишки к клоакальному окончанию кишки. В середине своего хода ширина клапана примерно равна двум третям его длины, но к обоим концам она постепенно уменьшается, пока свободный и прикрепленный края не встретятся. Изготовленный таким образом клапан накручивается на себя слева направо, причем последовательные витки сравнимы с серией цилиндров, размещенных один внутри другого, и постепенно увеличиваются как по длине, так и по диаметру изнутри наружу. Аналогичный клапан присутствует у некоторых Carchariidae.

У голоцефалов (например, у *химеры чудовищной*)[248] клапан описывает всего три с половиной витка и примечателен еще тем, что прикрепленный край на значительной части своей протяженности не образует правильной спирали, а описывает лишь слегка извилистый ход. Кзади клапан более нормальный и состоит примерно из двух конусов, вершины которых направлены вперед.

У дипноя спиральный клапан хорошо развит, а у *Neoceratodus*[249] описывает девять витков, а у *протоптеруса*[250] шесть или семь. Структура клапана в последнем дипноиде напоминает таковую у *Scyllium canicula*, за исключением меньшего количества колбочек.

У более распространенных телеостоми клапан лучше всего развит у осетра (*острозубого*) и у *полиптеруса*. В первом случае[251] клапан ограничен задней половиной общей длины кишечника, часто простираясь с точностью до дюйма от анального отверстия и описывая в своем обратном направлении около семи или восьми витков. Ширина клапана примерно равна полудиаметру кишки, а утолщенный свободный край образует хорошо выраженную осевую колумеллу, вокруг которой обвивается полость кишки, как у типа B, за исключением того, что спираль более открытая. У *полиптеруса* клапан начинается близко к одиночной пилорической слепой кишке и на некотором расстоянии проходит по прямому продольному ходу, но в конечном итоге образует несколько спиральных витков, заканчивающихся, однако, на значительном расстоянии от заднего прохода. Доказательства, представленные окаменевшими фекалиями или "копролитами", доказывают, что некоторые вымершие кроссоптеригии (например, *Macropoma*, *Megalichthys*), как и их современный представитель, *Polypterus*, обладали спиральным клапаном.[252] У *Amia* и *Lepidosteus*[253] клапан почти рудиментарный, ограничен конечной частью кишечника и несколько варьируется в отношении точного количества его витков. В *Amia* имеется почти четыре витка длиной более 3 см., что составляет менее десятой части общей длины кишечника, но у некоторых экземпляров количество витков не превышает двух с половиной или трех. *Lepidosteus*[254] имеет еще более короткий клапан, который у экземпляров длиной 7-10 см может состоять не более чем из трех с половиной витков, а у гораздо более крупных экземпляров может быть уменьшен до менее чем двух витков, изменение, которое предполагает, что количество

витков уменьшается по мере увеличения возраста и размера рыбы. Структура клапана у трех последних упомянутых родов напоминает структуру, описанную у *Acipenser*, и ни у одного из них ширина клапана не настолько превышает полудиаметр кишечника, чтобы при отклонении вперед или назад образовывать весьма характерные конусы Elasmobranchs и Dipnoi.

У более специализированных костистых (Teleostei) спиральный клапан полностью отсутствует, за исключением, возможно, рудиментарной структуры у некоторых клювовидных, как, например, у *Chirocentrus*,[255] и, возможно, также у некоторых лососевых.[256]

Из того, что было сказано относительно строения спирального клапана у различных групп рыб, можно заключить, что клапан наиболее близко сохраняет свое примитивное состояние у Cyclostomata; достигает максимального развития у Elasmobranchs, особенно у Notidanidae, и не обнаруживает признаков дегенерации у Dipnoi. У голоцефалов и нижних костистых, с другой стороны, клапан демонстрирует различные стадии регрессивной модификации, а у костистых либо вообще отсутствует, либо сохраняется только в виде рудиментарной структуры у очень немногих видов.

С физиологической точки зрения целью спирального клапана является увеличение всасывающей способности внутренней поверхности кишечника,[257] но из того, что было сказано относительно структурной изменчивости клапана, очевидно, что его эффективность с функциональной точки зрения должна быть столь же изменчивой. Ценность клапана как абсорбционного механизма обязательно зависит от площади абсорбционной поверхности, которую он обеспечивает, а также от степени сопротивления, которое он оказывает прохождению пищевого материала по полости кишечника. Эти факторы, в свою очередь, будут зависеть от количества витков, от ширины клапана и от степени отклонения его свободного края при формировании ряда конусов, но, опять же, именно эти конструктивные особенности наиболее подвержены изменениям. Была рассчитана общая площадь всасывания в четырех типах клапанов, характерных для рода *Raia*, и она может быть выражена в квадратных сантиметрах следующим образом: —A, 136,64; B, 143,82; C, 254,3; и D, 276,7.[258] Следовательно, что касается простой площади всасывания, спиральный клапан типа D имеет вдвое большую протяженность, чем клапан типа A, и если, кроме того, принять во внимание задержку переваривания пищи из-за повышенной непроходимости, создаваемой колумеллами и шишками в желудке. D, ясно, что разница в физиологической ценности между двумя типами должна быть гораздо более значительной, чем это видно при сравнении только их относительных поверхностных площадей.

Эволюция спирального клапана, вероятно, была связана с необходимостью увеличения площади всасывания почти прямого неискривленного кишечника, результат, который у других животных часто достигается увеличением длины и одновременным скручиванием самого кишечника. Однако любая попытка соотнести различия в степени совершенства или несовершенства клапана, рассматриваемого как абсорбционный механизм, с какими-либо особыми различиями в природе или качестве пищи является очень сложной проблемой, и удовлетворительное объяснение этому еще предстоит найти. Трудность, кроме того,

усиливается тем фактом, что большинство рыб со спиральным клапаном в основном плотоядны; эластобранки, у которых это строение в то же время наиболее развито и наиболее изменчиво, исключительно плотоядны. С другой стороны, термин "плотоядный" охватывает множество незначительных различий в природе и относительной усвояемости различных форм животной пищи, и вполне возможно, что именно с различиями такого рода связаны специфические или индивидуальные вариации в развитии спирального клапана. Отсутствие клапана в костях с различным питанием, за исключением, возможно, рудимента в одном или двух, также трудно объяснить, хотя не исключено, что в этой группе существуют компенсирующие структурные модификации. Как правило, кишечник у этих рыб гораздо более извилистый, но в степени, которая сильно различается у разных видов, в то время как характерные пилорическая слепая кишка и спиральный клапан, по-видимому, в определенной степени развиты обратно пропорционально друг другу.

Железы.

Железы, связанные с пищеварительным трактом у разных рыб, - это (1) железы желудка, (2) печень, (3) поджелудочная железа, (4) пилорические придатки и (5) "ректальная" железа.

Оральные слюнные железы отсутствуют у всех рыб, единственными секреторными структурами во рту являются многочисленные бокаловидные клетки, выделяющие слизь, которые здесь, как и везде по всему пищеварительному каналу, перемешаны с обычными эпителиальными клетками.

Желудочные железы.У Cyclostomata и Dipnoi нет каких—либо специально дифференцированных желудочных желез, и вероятно, что у этих Рыб секреция пищеварительных жидкостей осуществляется обычным выстилающим эпителием желудка или кишечника, или и тем, и другим. В остальных группах желудочные железы обычно присутствуют в виде простых слепых структур, встроенных в подслизистую оболочку и открывающихся на поверхности слизистой оболочки в полость желудка. Железы различаются у разных рыб по характеру выстилающего их эпителия и по степени дифференцировки составляющих их клеток от эпителия желудка. Однако, по-видимому, нет никакого различия между "центральными" (образующими пепсин) и "париетальными" (секретирующими кислоту) клетками, как это имеет место у высших позвоночных. Ближе к пилорическому концу желудка истинные желудочные железы часто заменяются слизистыми железами. Тем не менее, существует немало костистых, у которых отсутствуют специальные желудочные железы, как, например, у *Syngnathus acus*, а также у нескольких видов карповых, лабридных, бленниидных и др. По крайней мере, у двух родов (*Gastrosteus* и *Cobitis*), принадлежащих к совершенно разным семействам, желудочные железы присутствуют у одних видов, но отсутствуют у других. Как предположил Эдингер,[259] отсутствие этих желез, возможно, может быть связано с дегенерацией.

Можно отметить, что образование таких пищеварительных ферментов, как пепсин и трипсин, которые связаны с желудком и поджелудочной железой соответственно у высших позвоночных, далеко не так строго локализовано у циклостомов и рыб. Поскольку переваривание пептидов не ограничивается желудком, оно может происходить в глотке, желудке и кишечнике Ammocoetes, а также у некоторых эластобранцевых моллюсков (например, *Scyllium*) и у таких костистых животных, как щука, угорь и карп, пептическая

область простирается от желудка на некоторое расстояние вдоль кишечника, в то время как трипсин был получен из слизистой оболочки желудка, кишечника и пилорической оболочки глаза, а также из поджелудочной железы.[260]

Кишечные железы, аналогичные либеркюновским железам у высших позвоночных, по-видимому, полностью отсутствуют у Рыб, если только они не представлены мешковидными или трубчатыми криптами, которые обычно присутствуют у телеостоми.

Печень.Филогенетически самая древняя железа в связи с пищеварительным трактом позвоночных и по размеру, безусловно, самая большая, печень возникает как вырост слепой кишки из эмбриональной брыжейки и на этой примитивной стадии повторяет состояние, которое сохраняется на протяжении всей жизни у Amphioxus. В результате последующего деления и разветвления этого выростка в конечном итоге образуется массивная сложная трубчатая железа взрослой рыбы.

Печень рыб (рис. 153, 154) очень разнообразна по размеру, форме, цвету и степени дольчатости. Спереди он обычно прикрепляется к задней поверхности поперечной перегородки между перикардиальной и брюшной частями целома, а оттуда простирается назад в брюшную полость на различное расстояние, у некоторых акул до клоаки. Внешне железа окружена брюшиной, которая простирается на нее от перикардиальной перегородки и образует подвешивающую складку, а также от пищевода и желудка. Форма печени обычно имеет некоторое отношение к форме тела, будучи, например, самой длинной у угрей и самой широкой у скатов. У подавляющего большинства рыб печень двулопастная, состоящая из двух равных боковых долей, расположенных продольно и сливающихся кпереди на части своей протяженности. От этого обычного типа есть несколько незначительных отличий.[261] У *Petromyzon*, *Lepidosteus* (рис. 155, Б) и нескольких костистых (*например,* у Gymnodontes, Lophobranchii и некоторых лососевых) печень однолопастная. У миксиноидов и двуполых (например, у *протоптеруса*) орган двулопастный, но маленькая передняя доля находится непосредственно перед гораздо большей задней долей, а желчный пузырь находится между ними (рис. 155, А). У некоторых костистых (например, у *скумбрии*) печень трехлопастная. Желчный пузырь неизменно присутствует либо у личиночных, либо у взрослых Cyclostomata, у Chrondrostei, Holostei, Crossopterygii и Dipnoi, а также, как правило, у Elasmobranch и костистых. У Elasmobranchs она редко полностью отсутствует, как у *Sphyrna* и *Pristis*, а также в костистых костях у некоторых гурнард (*Trigla*). Желчный пузырь и желчный проток у *Petromyzon fluviatilis* атрофируются после метаморфозы, которая следует за личиночной стадией *Ammocoetes*, но у *Petromyzon marinus* проток, хотя обычно и отсутствует, иногда сохраняется. У аммокоет эпителий, выстилающий желчный пузырь, мерцательный. У некоторых рыб, как, например, у многих косолапых, желчный пузырь более или менее полностью погружен в вещество печени; у других, как у большинства костеносных, этот орган совершенно отличен от железы (рис. 154).

Простое расположение протоков от печени и желчного пузыря аналогично тому, которое встречается у обыкновенной рыбы-шиповника (*Scyllium canicula*). В этом эластобранче пузырный проток выходит из желчного пузыря и, получив несколько печеночных протоков от долей печени, становится желчным протоком и открывается в начало кишечника. У

миксиноидов и двукрылых (например, у *протоптеруса*) имеется всего два печеночных протока, по одному из каждой доли печени; они соединяются и затем встречаются с пузырным протоком, образуя желчный проток (рис. 155, A). Количество печеночных протоков, однако, может быть значительно увеличено, как, например, у силуроидного *амиуруса*,[262] где 8-10 отдельных протоков присоединяются к пузырному протоку. В некоторых случаях один из печеночных протоков открывается непосредственно в кишечник, независимо от того, который соединяется с пузырным протоком, образуя желчный проток. У двукрылых (например, *Protopterus*),[263] и у некоторых костистых (например, *Lepidosteus*),[264] желчный проток принимает проток из поджелудочной железы перед открытием в кишечник.

Поджелудочная железа.—В циклостомах (например, в *Петромизоне*, *Бделлостоме*, *миксине*), по-видимому, присутствует рудиментарная поджелудочная железа, но доказательства ее идентичности не являются полностью убедительными. Хорошо развитая поджелудочная железа встречается у эласмобранчей, по крайней мере, у одного из дипноев и, вероятно, у большинства телеостоев.[265]

У эласмобранксов поджелудочная железа имеет компактную структуру, одно- или двудольную, и полностью отличается от печени. У *Scyllium canicula* (рис. 153) двулопастная железа расположена в углу между дистальным отделением желудка и прилегающей частью кишечника, и из меньшей из двух ее долей выходит проток, который проходит к кишечному отверстию около начала спирального клапана. У большинства костеносных, у которых до сих пор было зафиксировано ее существование, поджелудочная железа представляет собой исключительно диффузную железу; и обычно значительная ее часть или даже вся она встроена в вещество печени, ее доли сопровождают разветвления печеночной артерии и протока, а также воротной вены. Проток поджелудочной железы обычно открывается в кишечник рядом с отверстием желчного протока (например, *Амиурус*); иногда два протока открываются на верхушке общего сосочка (например, *Аципенсер* и *Амия*) или при их соединении образуют общий проток (например, *Лепидостеус*). Среди двукрылых хорошо развитая поджелудочная железа присутствует у *протоптеруса*,[266] встроенная в стенку желудка и кишечника, внутренняя по отношению к брюшине этих органов и простирающаяся даже до первой складки спирального клапана. Железу пересекают тонкие протоки, которые соединяются вместе и открываются в желчный проток непосредственно перед тем, как последний попадает в кишечник. У остальных дипноев наличие поджелудочной железы еще предстоит выяснить. По своему развитию поджелудочная железа напоминает печень, а гистологически очень похожа на поджелудочную железу высших позвоночных, состоящую из конечных железистых альвеол, продолжающихся промежуточными трубчатыми участками и, в конечном итоге, более тонкими протоками, которые, соединяясь, образуют главный выводной проток.

Пилорическая слепая оболочка.—Эти структуры представляют собой выросты слепой кишки из кишечника и расположены близко к пилорическому отделу желудка и кишечным отверстиям желчных протоков и протоков поджелудочной железы. Полностью отсутствуют у Cyclostomata и Dipnoi, и, если не представлены парой слепых глаз, открывающихся в длинную, трубчатую, неклапанную переднюю часть кишечника у гренландской акулы (*Laemargus borealis*),[267] также у эласмобранксов, они очень часто присутствуют у телеостоми, хотя чрезвычайно различаются как по количеству, так и по расположению в разных семействах. В *Амиа* нет и следа пилорической слепой оболочки. *Полиптерус* имеет

единственную короткую слепую кишку с толстой мышечной стенкой. У *Acipenser*, *Polyodon* и *Lepidosteus*, напротив, пилорическая слепая кишка необычайно хорошо развита. У *Acipenser* слепые оболочки не только многочисленны, но и настолько соединены между собой соединительной тканью и кровеносными сосудами и настолько окружены снаружи брюшиной, что образуют большую, компактную, железоподобную массу, сообщающуюся с кишечником единственным широким протоком. У *полиодона* орган по существу аналогичен, но снаружи имеет лопасти. У *чешуекрылых* (рис. 155, Б, *рис.в*) слепые кишки также очень многочисленны, но относительно короткие и, хотя и объединены в компактную массу, открываются четырьмя ямкообразными отверстиями в полость кишечника. У костистых слепые глаза подвержены чрезвычайным вариациям в количестве, размере и расположении.[268] В некоторых семействах и даже в группах более высокой таксономической ценности они полностью отсутствуют, как в случае с Siluridae, Esocidae, Cyprinodontidae, Labridae, Plectognathi и Lophobranchii. У "Песчаного угря" (*Ammodytes*) всего одна слепая кишка, у тюрбо (*Rhombus maximus*) - две, у других Pleuronectidae - от трех до пяти, а у окуня (*Perca*) - три (рис. 160, *п.в*).

В других костистых костях, напротив, этих структур гораздо больше. У *лабракса* их около 60, у путассу (*Gadus merlangus*) 120, а у скумбрии (*Scomber scombrus*) их не менее 191. При небольшом количестве слепые оболочки открываются отдельно в кишечник, но при большом количестве большее или меньшее их количество может объединяться, образуя меньшее количество выводных протоков, как у Путассу, где образуются четыре таких протока. В некоторых случаях, как у тунца (*Thunnus*), сращение слепой оболочки соединительной тканью приводит к образованию компактной массы. Что касается их расположения, слепые кишки могут располагаться либо в виде завитка вокруг кишечника, как у путассу, либо в линейном порядке, как у лосося (*Salmo*) и у некоторых клупеид.

Слизистая оболочка, выстилающая передний привратник слепой кишки, часто развита в виде сети гребней, ограничивающих криптообразные или трубчатые углубления; нередко эпителий покрыт ресницами.

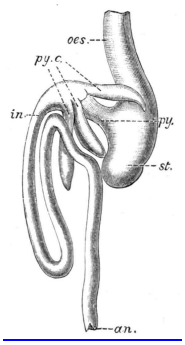


Рис. 160.— Пищеварительный канал окуня (*Perca*). *an*, задний проход; *in*, кишечник; *oes*, пищевод; *py*, привратник; *py.c*, пилорическая слепая кишка; *st*, желудок. (После Видерсхайма.)

Точная функция этих органов, будь то пищеварительная или всасывающая, до сих пор остается неопределенной.[269] На то, что они могут быть пищеварительными, указывает присутствие определенных амилолитических и протеолитических ферментов, но этот очевидный вывод в некоторой степени опровергается непосредственной близостью этих

органов к желудку, и особенно к кишечному отверстию протока поджелудочной железы. Однако ни в коем случае не является невероятным, что слепые кишки являются одновременно органами пищеварения и всасывания. Была предпринята попытка показать, что пилорическая слепая кишка и спиральный клапан различаются обратно пропорционально степени своего развития у разных групп рыб.[270] В некоторой степени взаимное изменение этих структур подтверждает эту точку зрения, но также очевидно, что существуют очевидные возражения против ее безоговорочного принятия. Таким образом, у некоторых телеостоми (например, у *Acipenser*, *Polyodon*) присутствуют исключительно хорошо развитая и многочисленная слепая кишка и спиральный клапан. *Amia* с почти рудиментарным спиральным клапаном не имеет следов пилорической слепой кишки, а у костистых отсутствие спирального клапана связано с полным подавлением слепой кишки во многих крупных и важных группах.

Ректальная железа."Ректальная" железа, или пальцевидный отросток, представляет собой небольшой орган неизвестного назначения со сложными железистыми стенками и центральным протоком, открывающимся дорсально в конечную часть кишечника.[271] Этот орган обычно присутствует у Эласмобранксов (рис. 153, *rct.gl*), в этой группе кишечное отверстие ее протока может находиться либо близко к окончанию спирального клапана, либо, как у *Chlamydoselachus*,[272] вблизи клоакального выхода из кишечника. Очевидный представитель железы, "клоака слепой кишки", также присутствует в Дипной,[273], но сообщается непосредственно с клоакой (рис. 155, А, *клоака с*). "Ректальная" железа, возможно, гомологична слепой кишке кишечника, которая встречается у некоторых костистых (например, *обыкновенная коробочка*), и, возможно, также со "слепой кишкой" (caecum coli) и ее червеобразным отростком у высших позвоночных.[274] Клоакальная слепая кишка, напротив, морфологически представляет собой урогенитальный синус, образованный в результате расширения сросшихся задних отделов мезонефрических протоков, и, вероятно, сравнима со спермой мешочками мужских эласмобранчей, а также с мочевым пузырем костистых особей.[275]

ГЛАВА X

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Основные органы дыхания состоят из ряда пар жаберных щелей в виде перфораций в боковых стенках горла, которые обеспечивают свободное сообщение глотки с внешней средой. Первая и самая передняя из этих расщелин, нижнечелюстно-подъязычная щель, или "дыхальце", расположена между нижнечелюстной и подъязычной дугами; вторая, подъязычно-бранхиальная, или подъязычно-подъязычная щель, между подъязычной дугой и первой жаберной дугой; и остальные расщелины между последующими жаберными дугами. На передней и задней стенках большего или меньшего количества расщелин развиваются сильно сосудистые пластинообразные или различной формы нитевидные выросты выстилающей их мембраны, которые служат для воздействия на кровь кислородсодержащей воды и называются жаберными пластинками или "жабрами". В

дополнение к своим обычным органам дыхания, жабрам, некоторые рыбы используют воздушный пузырь либо как функциональное легкое, либо как резервуар кислорода, а у других развиты вспомогательные органы дыхания различных видов.

Расположение жаберных щелей и жабр удобно изучать сначала у эласмобранксов. За исключением дыхалец, в этой группе обычно имеется пять пар жаберных щелей (рис. 161, А), но у некоторых примитивных представителей группы их число может быть больше. Таким образом, у *Notidanus griseus* (*Hexanchus*) и у *Chlamydoselachus* их шесть, а у *Notidanus cinereus* (*Heptanchus*) семь расщелин. Глоточные отверстия щелей относительно широкие, но их внешние отверстия, которые свободно открываются на боковой поверхности головы между глазом и грудным плавником, обычно узкие и щелевидные.

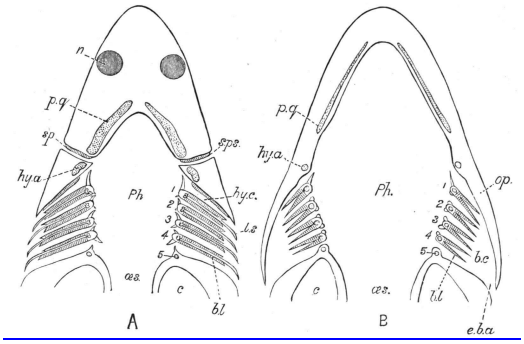


Рис. 161.—А**, горизонтальный разрез головки упругожильного отростка;**Б*, аналогичный разрез костистого отростка (схема).*б.в.*, жаберная полость;*б.л. *, жаберные пластинки;*с, *целома;*е.б.а. *, наружное жаберное отверстие;*hy.a*, подъязычная дуга;*hy.c.,,, hyo- жаберная щель; *l.s*, межбрюшная перегородка; *n*, орган носа; *oes*, пищевод; *op*, крышечная раковина; *p.q*, небно-квадратный хрящ; *Ph*, глотка; *sp*, дыхало; *s.ps*, дыхальчатая псевдобранхиальная ветвь; 1-5, 1-5-я жаберные дуги. (Из Боаса, слегка измененного.)

Следующие друг за другом расщелины отделены друг от друга рядом межбанхиальных перегородок, каждая из которых состоит из выстилающей мембраны двух смежных расщелин и срединного волокнистого листка; на глоточном крае он дополнительно укреплен жаберной дугой, а более внешне - бахромой хрящевых стержней (жаберных лучей), которыми снабжен внешний выпуклый край каждой дуги. Передняя и задняя стенки каждой перегородки образованы множеством расходящихся наружу сосудистых пластинок или складок (жаберных пластинок или "жабр"), которые своими свободными краями выступают в полость расщелины (рис. 161, А). Хотя пластинки слегка свободны на своих внешних концах, они не простираются так далеко, как внешний край перегородки, к которой они прикреплены (рис. 164, Б). Каждый ряд пластинок называется "полужаберщиной", и из сказанного очевидно, что каждая межбрюшинная перегородка и поддерживающая ее жаберная дуга несут две полужаберщины, переднюю и заднюю, две из которых образуют полную бисериальную жабру или "голобранч". Подъязычная дуга, однако, имеет только одну полубранхию, а именно. это относится к передней стенке подъязычно-жаберной расщелины, и поскольку пятая или последняя расщелина имеет полужаберную ветвь только на передней стенке, пятая дуга лишена жабр.[276] Дыхальце представляет собой рудиментарную расщелину. На ранней стадии эмбрионального роста он мало чем отличается от своих собратьев, но впоследствии дегенерирует, у взрослого человека он представлен трубчатым проходом между ротовой полостью и внешней поверхностью, который, однако, часто осложняется развитием слепых выростов.[277] Передняя стенка дыхальца часто сохраняет рудимент полубранха в виде большего или меньшего количества сосудистых пластинок, которые, поскольку они снабжаются артериальной кровью, а не венозной, как у обычных жабр, как говорят, образуют трубчатый канал. нижнечелюстной или дыхальчатый "псевдобранх". Дыхальца сильно различаются по размеру в разных семействах, они самые крупные у тригонов и торпед и очень маленькие или даже отсутствуют у ламнид. Его псевдожелудочковая ветвь лучше всего развита у Notidanidae, где она имеет основную структуру настоящей полужелудочковой ветви и, как и у других эластожелудочковых, но в большей степени, вероятно, способствует дополнительной аэрации крови, которая поступает в глаз и мозг. Характерное жаберное покрытие наружных отверстий жаберных щелей у костистых и дипных отсутствует у

эласмобранклий. Интересно, однако, отметить, что у *Chlamydoselachus*[278] кожные складки с любопытными оборками развиваются как продолжения внешних краев межбрюшных перегородок, а также подъязычной области и, подобно ряду зарождающихся крышечек, выступают назад над последовательными жаберными расщелинами (рис. 252).

Хотя жаберная система Cyclostomata во многих отношениях более примитивна, чем у Elasmobranchs, она обладает определенными особыми особенностями. Жаберные щели принимают форму овальных, уплощенных передне-кзади мешочков, различающихся, однако, по количеству и способу сообщения с внешней поверхностью у разных родов. У миноги (*Petromyzon*) имеется семь пар косо расположенных жаберных мешочков, открывающихся наружу маленькими округлыми отверстиями и аналогичными отверстиями не непосредственно в глотку, а в жаберный канал (рис. 162, *r.t.*), который лежит под пищеводом и, заканчиваясь слепо позади последней пары мешочков, сообщается спереди с ротовой полостью.[279] Первый из серии жаберных мешков соответствует подъязычно-бранхиальной или подъязычной щели эласмобранчей и других рыб. Дыхальца отсутствуют у взрослого человека, но у эмбриона представлены мешковидными выростами гипобласта полости рта, которые впоследствии претерпевают своеобразные изменения.[280] Таким образом, выросты превращаются в боковые половины полной реснитчатой околоротовой бороздки, которая сохраняется даже на стадии Ammocoetes и напоминает реснитчатое перифарингеальное кольцо асцидий. Следует отметить еще одну архаичную черту - непрерывность бороздки с реснитчатым срединно-дорсальным глоточным гребнем, который сравнивали с "дорсальной пластинкой" асцидий и со столь же характерной гиперразветвленной бороздкой *Amphioxus*.[281] Также вентрально боковые половины бороздки соединяются, образуя единую бороздку, которая после получения срединного отверстия зачатка щитовидной железы[282] продолжается назад по срединно-вентральной линии. стенки глотки до последней жаберной дуги. Однако у взрослого человека нет и следа этих реснитчатых структур.

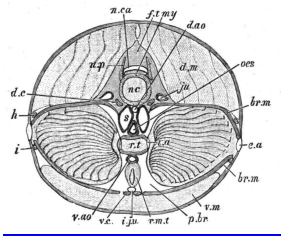


Рис. 162.—*Петромизон маринус*. Поперечный разрез через жаберную область (полудиаграмма). *br.m*, жаберная мембрана; *d.ao*, дорсальная аорта; *d.c*, дорсальный хрящ жаберной корзины; *d.m*, мышцы спины; *e.a*, наружное отверстие жаберного мешка; *f.t*, фиброзная ткань, окружающая нервный канал; *h*, *i*, боковые продольные хрящи жаберной корзины; *i.a*, внутреннее отверстие жаберного мешка; *i.ju*, нижняя яремная вена; *ju*, яремная вена (передняя кардинальная); *мой*, спинной мозг; *nc*, хорда; *n.ca*, нервный канал; *н.п.*, нервный отросток; *oes*, пищевод; *p.br*, околоэзофагеальный лимфатический синус; *r.m.t*, втягивающая мышца языка; *r.t*, дыхательная трубка или жаберный канал; *s*, околоэзофагеальный лимфатический синус; *v.ao*, брюшная аорта; *vc*, брюшной хрящ жаберной корзинки; *vm*, брюшные мышцы. (От Ти Джея Паркера.)

Жаберные пластинки представлены серией сосудистых горизонтальных и параллельных гребней, расходящихся лучами наружу вдоль крыши, дна и боковых стенок каждого жаберного мешка и покрытых эпителием, который частично покрыт ресничками.

Межжелудочковые перегородки намного толще, чем у эласмобранхиальных, и включают в себя не только стенки соседних мешочков и жаберных мышц, но также содержат кавернозные перибранхиальные лимфатические синусы. Хрящевой жаберный скелет расположен полностью снаружи от жаберных мешков, так называемых жаберных дуг, лежащих между наружными отверстиями мешочков и непосредственно под поверхностной кожей, или, другими словами, на внешних краях межжаберных перегородок, а не на внутренних, как это неизменно бывает с жаберными дугами рыб.

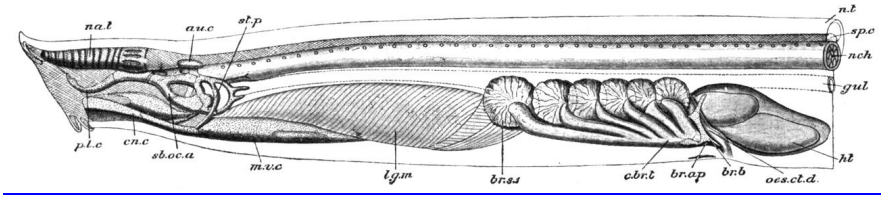


Рис. 163— Рассечение *миксины глютеновой* с левой стороны. *au.c*, слуховая капсула; *br.ap*, левое жаберное отверстие; *br.b*, рудимент жаберной корзинки; *br.s.1*, первый жаберный мешок; *c.br.t*, общая жаберная трубка; *cn.c*, роговой хрящ; *gul*, пищевод; *ht*, сердце; *lg.m*, язычные мышцы; *m.v.c*, срединный вентральный хрящ; *na.t*, носовая трубка; *nch*, хорда; *n.t*, нервная трубка; *oes.ct.d*, кожно-пищеводный проток; *p.l.c*, заднебоковой хрящ; *sb.oc.a*, подглазничная дуга; *sp.c*- спинной мозг; *st.p*- шиловидный отросток. (В честь У. К. Паркера, из "*Зоологии*.)

У рыбы-карга (*миксины*) (рис. 163) обычно шесть, очень редко семь пар жаберных мешков, все из которых открываются непосредственно в глотку, а не в жаберный канал, как у миног. С другой стороны, *миксин* уникален тем, что внешние концы его жаберных мешков переходят в соответствующее количество трубчатых каналов, которые, пройдя более длинный или более короткий путь наклонно назад и наружу, соединяются, образуя с каждой стороны вентрально расположенное наружное отверстие (рис. 163). У представителей того же рода короткий канал, или кожно-пищеводный проток, проходит от глотки позади последнего жаберного мешка с левой стороны и открывается наружу общим наружным жаберным отверстием этой стороны.

У *Bdellostoma* обычно шесть или семь пар жаберных мешочков, но у некоторых видов их десять или даже четырнадцать пар.[283] Они сходны с органами миноги в том, что имеют независимые внешние отверстия, но напоминают соответствующие органы у *миксины* тем, что открываются непосредственно в глотку. Также присутствует пищеводно-кожный проток.[284]

В голоцефалиях всего четыре жаберные щели, пятая из которых закрыта. Дыхальца отсутствуют у взрослой особи, хотя присутствуют у детенышей *химеры*. Жаберные пластинки напоминают пластинки Elasmobranchs, но межжаберные перегородки несколько короче, так что пластинки немного выступают за их внешние края (рис. 164, Б). Имеется подъязычная гемибранха. Примечательной особенностью является развитие кожной складки от внешней поверхности подъязычной дуги, которая растет назад над жаберными щелями и, соединяясь сверху и снизу со стенкой тела, заканчивается свободным задним краем, сразу за последней жаберной щелью. При росте этой жаберной складки жабры заключаются в просторную жаберную полость, а щели сообщаются с внешней средой через щелевидное отверстие между свободным краем складки и стенкой тела.

Уменьшение протяженности межжелудочковых перегородок, начатое у голоцефалов, достигает еще большей степени у телеостоми. Начиная с хондростей и переходя оттуда к более специализированным костистым костям, перегородки постепенно уменьшаются в длине, а жаберные пластинки во все большей степени свободно выступают за свои внешние края.

Эта модификация, наименее выраженная у *Acipenser* (рис. 164, B) и *Polyodon*, достигает максимума у костистых (рис. 164, D и E), где жаберные пластинки принимают форму двойного ряда свободных нитей, расположенных вдоль выпуклого внешнего края каждой жаберной дуги и прикрепленных своими основаниями только к редуцированным и незаметным перегородкам. Как правило, каждая из первых четырех дуг поддерживает две полужаберные щели,[285] образуя бисериальную жабру или голобранку. По форме жаберные нити обычно несколько треугольные и состоят из аксиального поддерживающего хряща или кости, поверхностно покрытых слизистой оболочкой с высоким содержанием сосудов. Как и у большинства предыдущих групп, пятая жаберная дуга лишена жабр. Все телеостомы обладают хорошо развитой подвижной крышечкой, поддерживаемой более или менее полным рядом крышечных костей, с добавлением или без добавления жаберно-остистых лучей (рис. 161, Б). Размер наружного жаберного отверстия значительно варьируется. Обычно задний и нижний края крышечки свободны, и тогда отверстие просторное. Нередко, однако, более или менее обширное сращение вентрального и заднего краев крышечки со стенкой тела уменьшает отверстие до узкой щели, как у угрей и некоторых силурид, или до небольшой направленной вверх поры, как у "Морского конька" (*Гиппокамп*). У Symbranchidae жаберные отверстия закрываются дорсально, но сливаются вентрально, оставляя единственное срединное отверстие на нижней стороне горла.

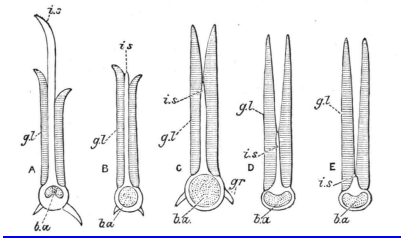


Рис. 164.— Поперечные сечения жаберных дуг у разных рыб. **A**, Эласмобранч; **B**, *Химера*; **C**, *Аципенсер*; **D** и **E**, костистые. *b.a*, Жаберная дуга; *g.l*, жаберные пластинки; *gr*, жаберные сгибатели; *i.s*, межжаберная перегородка. (От Боаса.)

Открытые дыхальца отсутствуют у большинства взрослых телеостоми, но, тем не менее, сохранены у кроссоптеригий (*Polypterygii*) и у хондростей (*Acipenser* и *Polyodon*). Однако они наблюдались у эмбрионов некоторых костистых особей, таких как лосось (*Salmo*),[286] и даже у взрослых особей *Amia*,[287] *Lepidosteus*, и нескольких костистых особей[288] представлены мешкообразными углублениями в полости рта. Несколько рудиментарных жаберных пластинок могут быть развиты на передней стенке каждого дыхальца у *Acipenser* и *Polyodon*, но отсутствуют у *Polypterus*, и, как и у Elasmobranchs, представляют собой нижнечелюстную или дыхальцевую псевдожаберную ветвь.

Структура, обычно рассматриваемая как подъязычная гемибранха у телеостоми, сильно отличается по своему развитию у разных представителей группы. У *Acipenser* это, несомненно, полужаберная часть подъязычной дуги и настоящая жабра, получающая

венозную кровь из брюшной аорты и возвращающая артериальную кровь в дорсальную аорту, как у Elasmobranchs. У *Polyodon* и у *Polypterus* полубраншеек подавлен. *Лепидостеус*,[289] с другой стороны, имеет два ряда пластинок на внутренней поверхности крышечки, дорсальный и вентральный ряды, сходящиеся под углом (рис. 197). Вентральные пластинки снабжаются венозной кровью, дорсальные - артериальной,[290] так что, в то время как первые сохраняют свой примитивный характер как функциональная подъязычная гемибранка, последняя является псевдобранкой. Интересно, однако, отметить, что развитие этой псевдоразвитки и ее кровеносных сосудов доказывает, что она не представляет собой какую-либо часть истинного подъязычного полуразвития, а на самом деле является дыхательной псевдоразвитием.[291] У большинства других телеостоми вырожденное полуразвитие занимает аналогичное положение. У *Amia*[292] он очень слабо развит и находится в канале, сообщающемся с жаберной полостью небольшим отверстием, и расположен непосредственно перед дорсальным концом первой жаберной дуги. Его кровоснабжение осуществляется по артерии, и поэтому орган является псевдобранчечным. У костистых полужаберных костей полужаберная щель неизменно является псевдожаберной; тем не менее, на ее примитивное состояние в качестве жабры указывает либо ее строение, либо эмбриональная история. У некоторых родов псевдожаберник состоит из коротких свободных пластинок, как у некоторых Pleuronectidae; или он частично свободен, а частично скрыт, как у некоторых ставридовых (*Caranx*) и у *Salmo*; или он может быть полностью скрыт под эпителием полости рта, как у трески (*Gadus*), где орган сильно дегенерирован и представляет собой не более чем "сеть мирабилей" кровеносных сосудов. Природа костистого псевдоотростка не во всех случаях вполне ясна. В *Salmo* говорится, что подъязычной гемибранчи нет, и что псевдобранча на самом деле является постоянной дыхательной псевдобранчей;[293] следовательно, вероятно, что аналогичное значение должно быть придано этой уникальной структуре у других костистых. Данные о черепных нервах в этом вопросе противоречивы. Если псевдоотросток относится к дыхательной щели, то его нервное питание должно происходить от нерва этой щели, а именно. седьмой, или лицевой нерв; но если он представляет собой подъязычное полужелезвие, то можно было бы ожидать, что он иннервируется девятым, или языкоглоточным нервом. На самом деле, однако, говорят, что этот орган снабжается седьмым нервом в некоторых костях, а в других - девятым нервом.

У двукрылых жаберная система лучше всего развита у *Neoceratodus*, возрастающее значение легких как органов дыхания у *Protopterus* и *лепидосирена* связано с соответствующим снижением структурного и функционального развития жабр. У взрослой особи нет и следа дыхалец.

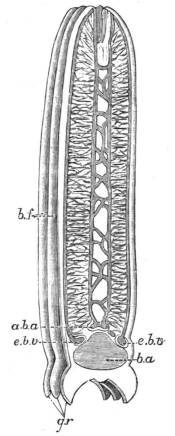


Рис. 165.Поперечный разрез жаберной дуги *Neoceratodus* (полудиаграмма), *a.b.a*, афферентная жаберная артерия; *b.a*, жаберная дуга; *b.f.*, жаберные нити; *e.b.v.*, эфферентный жаберный сосуд; *g.r*, жаберные сгустки. (От Болдуина Спенсера.)

У *неоцератода*[294] есть пять жаберных щелей, включая подъязычную. Каждая из первых четырех жаберных дуг несет пару полужаберных щитков, и, как и у голоцефалов, жаберные пластинки прикреплены почти по всей своей длине к хорошо развитой межреберной перегородке (рис. 165). Особенностью *Neoceratodus*, которая не имеет аналогов ни у каких других рыб, является распространение жаберных пластинок на дорсальную и вентральную стенки жаберных щелей, так что полубранхи на противоположных сторонах каждой щели непрерывны как дорсально, так и вентрально (рис. 166). Пятая дуга лишена жабр. В дополнение к нормальным жабрам имеется также подъязычная псевдожаберная щель. Как и у других двукрылых, крышечка образует наружную стенку жаберной полости и оставляет лишь узкое, щелевидное наружное жаберное отверстие.

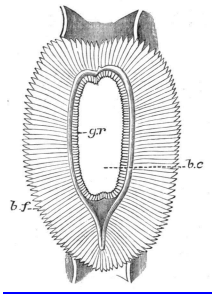


Рис. 166.— Вторая жаберная щель *Neoceratodus*, чтобы показать дорсальную и вентральную непрерывность двух полужаберных щелей на противоположных сторонах одной и той же щели. *b.c*, Жаберная щель; *b.f*, жаберные нити; *g.r*, жаберные щели. (От Болдуина Спенсера.)

У *протоптеруса*[295] количество жаберных дуг увеличено до шести, но вследствие закрытия подъязычно-жаберной щели открытых щелей всего пять. Первая, вторая и третья дуги полностью лишены жаберных нитей: четвертая и пятая поддерживают каждая бисериальную жабру, в то время как шестая дуга сохраняет только переднюю полужаберную щель, которая, однако, как, по-видимому, указывает источник ее кровоснабжения, может состоять из "эмигрирующих" жаберных нитей из задней полужаберной щели пятой дуги.[296] Межбрюшных перегородок практически не существует, уплощенные, листовидные жаберные пластинки свободны, за исключением прикрепленных к ним основания, и, таким образом, повторяющий характерную костистую черту. Имеется "подъязычная" полубранхиальная ветвь, или псевдобранхиальная ветвь, питаемая от вентральной аорты, но поскольку подъязычно-жаберная щель закрыта, она выступает в жаберную полость непосредственно перед расщелиной между первой и второй жаберными дугами. У *Лепидосирена*[297] жаберные дуги сокращены до пяти, а щели - до четырех, подъязычная и пятая щели закрыты. Имеется "подъязычная" полужелезка, напоминающая таковую у *протоптеруса*.

Факты, полученные в результате изучения численных и структурных вариаций жаберных щелей, жаберниц и жаберных дуг различных групп рыб, доказывают, что атрофия этих структур происходит на противоположных концах ряда. У нас есть примеры этого спереди в

подавлении подъязычно-нижнечелюстной щели и ее полубранха, а также подъязычного полубранха в результате превращения дуг нижней челюсти и подъязычной кости в челюсти или в скелетные опоры для челюстей; и сзади в редукции, которая очевидна при сравнении общей группы рыб с такими примитивными эласмобранхами, как *Chlamydoselachus* и *Notidanus*.

У большинства рыб вогнутые края глоточных жаберных дуг окаймлены двойным рядом либо хрящевых, либо костных бугорков или нитей, "жаберных щупалец" (рис. 161 и 164). Передний ряд жаберных щелей на каждой дуге обычно пересекается с таковыми заднего ряда на предыдущей дуге, и таким образом два ряда образуют решетчатый механизм, предотвращающий попадание любых твердых частиц, которые могут попасть в глотку с дыхательным током воды, в жаберные щели и закупоривание или иное повреждение жаберных нитей.

У некоторых рыб жаберные щупальца чрезвычайно развиты и выполняют функцию, аналогичную функции усатых пластинок китового уса, выполняя роль фильтра для удаления из воды мелких пелагических организмов, которыми питается Рыба. Это особенно характерно для большой гигантской акулы (*Selache maxima*)[298], у которой близко посаженные, уплощенные, сужающиеся к концу жаберные щупальца могут достигать четырех или пяти дюймов в длину и, хотя по внешнему виду несколько напоминают "китовый ус", имеют гистологическую структуру сосудистого дентина. Природа пищи, которая в желудке одного исследованного экземпляра состояла исключительно из огромного количества планктона, включая веслоногих моллюсков и личинок других ракообразных,[299] дает ясное доказательство огромной ценности такого фильтрующего механизма для этой Акулы и, в то же время, предлагает объяснение поразительного и значительного уменьшения размера зубов, которые по сравнению с размерами Рыбы настолько малы, что являются почти рудиментарными. Аналогичный фильтр наблюдался у вымершего *селаша* (*S. aurata*)[300] из Антверпенского утеса, а также у существующей южноафриканской акулы (*Rhinodon typicus*);[301] и у последней, как и у Гигантской акулы, связан с заметным снижением важности зубных рядов. Длинные тонкие жаберные щупальца хондростового *полиодона* также представляют собой эффективный фильтр, и то же самое можно сказать о нескольких костистых костях, питающихся планктоном.

Механизм дыхания.Аэрация крови осуществляется путем ритмичного всасывания воды в ротовую полость и ее последующего выталкивания через жаберные щели, омывая по ходу движения жаберные пластинки с высокими сосудами. При любом единичном акте вдоха рот открывается, и ротовая полость увеличивается за счет бокового расширения ее стенок. Когда ротовая полость заполняется водой, рот закрывается и начинается процесс выдоха. За счет бокового сокращения стенок рта вода выталкивается наружу через жаберные щели и через жаберные пластинки. Во время этого процесса жаберные дуги широко раздвигаются за счет сокращения их мышц, крышка приподнимается, а пищевод закрывается за счет сокращения его мышечной стенки. У многих рыб течение воды при выдохе контролируется специальными клапанообразными складками слизистой оболочки полости рта, верхнечелюстными и нижнечелюстными "дыхательными клапанами".[302]

Скорость "дыхания" значительно различается у разных рыб, даже у родственных видов.[303] У Голубого губана (*Labrus*) и скалярии (*Motella*) количество дыханий в минуту составляет 15, у гольяна (*Leuciscus*) и колюшки (*Gastrosteus*) - целых 150. Недостаток кислорода в воде

ускоряет дыхательные движения, и кажется, что Рыба "задыхается" или дышит торопливо. У миног как вдох, так и выдох могут происходить через наружные жаберные отверстия за счет попеременного расширения и сжатия жаберных мешочков, особенно когда для прикрепления животного используется всасывающая щечная воронка. С другой стороны, необычные привычки миксиноидов предполагают дальнейшую модификацию дыхательного процесса. У этих циклостомат поток вдоха входит в наружное носогипофизарное отверстие и достигает глотки через носогипофизарный канал, а оттуда в виде потока выдоха пересекает жаберные мешки на своем пути наружу. Глотка закрывается за последней парой жаберных мешочков мышцей-констриктором, которая предотвращает попадание воды в пищевод и на время превращает глотку в дыхательную трубку; но при проглатывании пищи констриктор глотки расслабляется, и внутренние отверстия жаберных мешочков закрываются за счет сокращения их собственных мышц-сфинктеров.

В дополнение к обычным органам дыхания, вероятно, у многих рыб поверхностная кожа может выполнять функцию дыхания вместе с жабрами. В этой связи можно упомянуть тот факт, что при *периофтальме* хвост используется для дыхания. Хиксон[304] заметил, что вид этого рода, часто обитающий на обширных песчаных берегах острова Целебес, часто опускает хвост в воду, обнажая голову и туловище. При таких обстоятельствах от жабр, вероятно, мало пользы, а хвост используется как орган дыхания, главным образом, как впоследствии указал Хэддон[305], благодаря своему чрезвычайно сосудистому хвостовому плавнику.

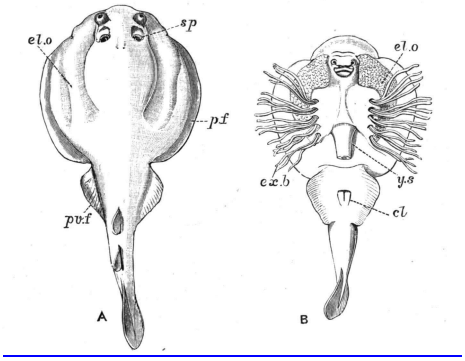


Рис. 167.—Зародыши Электрической торпеды (*Torpedo ocellata*). **A**, вид со спины; **B**, вид с брюшка немного более молодого экземпляра. *cl*, клоака; *el.o*, электрический орган; *нанр.b*, наружные жабры; *p.f*, грудной плавник; *pv.f*, брюшной плавник; *sp*, дыхальце; *y.s.*, ножка желточного мешка.

Некоторые рыбы обладают личиночными органами дыхания; другие, даже если они снабжены жабрами, либо используют воздушный пузырь, либо развивают специальные вспомогательные органы для водного или, что более обычно, воздушного дыхания.

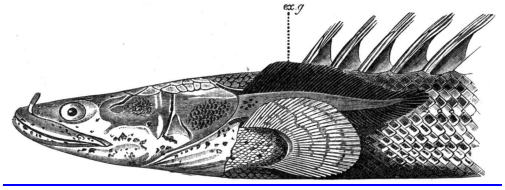


Рис. 168.—Голова молодого *полиптеруса*. *например, g*, Наружные жабры с левой стороны. (От Штайндахнера.)

Личиночные жабры.—В раннем возрасте у многих Рыб появляются личиночные жабры, либо в результате преждевременного роста нормальных жабр, либо по причине развития недолговечных структур. У эмбрионов эласмобранксов "внешние жабры" в виде длинных нитевидных отростков, окруженных гипобластом, развиваются из стенок всех жаберных щелей, включая дыхальца, и выступают на некоторое расстояние наружу через внешние отверстия щелей (рис. 167, Б). Возможно, они облегчают дыхание внутри яйца, поскольку полностью исчезают после вылупления; но есть также основания полагать, что они способствуют усвоению пищи. Похожие жабры присутствуют у молодых голоцефалов. У некоторых костистых личинок, как и у некоторых родов Osteoglossidae и Mormyridae (например, *Heterotis* и *Gymnarchus*)[306] эти структуры замечательно развиты (рис. 239). Молодь гольца (*Misgurnus*) и лосося (*Salmo*) также имеет обычные жаберные нити, вытянутые наружу в виде нитевидных структур, которые впоследствии уменьшаются до своих нормальных размеров.[307] В личиночном состоянии *Polypterus*[308] имеет пару эктодермальных или кожных жабр с перистой бахромой, выступающих с боковых поверхностей головы позади и над наружными жаберными отверстиями (рис. 168 и 281). По-видимому, в качестве индивидуальной особенности правая жабра была сохранена у особи *P. congicus*, достигающей 22 см в длину, хотя левая полностью исчезла.[309] Каждая жабра снабжается кровью из брюшной аорты по сосуду, который поднимается по подъязычной дуге и, по-видимому, является представителем артерии, снабжающей подъязычное полужабернокрылые у Elasmobranchs. Выводящий сосуд каждой жабры присоединяется к общему стволу, образованному соединением выводящих сосудов нормальных жабр с одной и той же стороны.

Кожные жабры двукрылого *протоптеруса* также могут быть включены в категорию органов дыхания личинок. Они состоят из трех простых неразветвленных нитей с каждой стороны головы и, как у *полиптеруса*, расположены на спинном конце внешнего жаберного отверстия (рис. 309). Хотя обычно они представлены у относительно молодых или наполовину выросших особей, которые к настоящему времени достигли Европы, чрезвычайно вероятно, что эти органы атрофируются у пожилых особей. Похожие жабры присутствуют у личиночного *лепидозирена* (рис. 311), но исчезают на гораздо более ранней стадии. Ни в один период своего развития личиночные жабры у *Neoceratodus не присутствуют*.[310]

Воздушный пузырь как орган дыхания.—У некоторых рыб воздушный пузырь может выполнять функцию дыхания. У *Amia* и *Lepidosteus* воздушный пузырь с внутренней мешковиной и сосудами, очевидно, приспособлен для дыхания воздухом, и нет недостатка в наблюдениях[311], которые предполагают, что орган фактически используется для этой цели по образцу легкого. Согласно Жоберу,[312] это также относится к мешковидному воздушному пузырю некоторых бразильских костистых, а именно. *Sudis gigas*, *Erythrinus taeniatus* и *E. braziliensis*, поскольку эти Рыбы умирают от асфиксии, когда орган отрезается от сообщения

с внешней средой перевязкой его пневматического протока. Однако именно в Dipnoi воздушный пузырь наиболее полно становится настоящим легким. У *Neoceratodus*[313] легкие, вероятно, приносят рыбе наибольшую пользу, когда реки разливаются в жаркое время года и вода наполняется зловонными газами от разлагающихся растительных веществ, а также, возможно, когда вода заполняется осадком в сезон дождей. У *Protopterus*, и особенно у *лепидосирена*, частичная атрофия жабр делает весьма вероятным, что легкие всегда были основными органами дыхания. Тем не менее, следует подчеркнуть, что у всех этих Рыб дыхание посредством воздушного пузыря обязательно включает в себя прохождение воздуха к этому органу и из него через пневматический проток, и в настоящее время ничего не известно о методе, с помощью которого могут создаваться такие токи вдоха и выдоха.[314]

Существуют также некоторые экспериментальные доказательства того, что воздушный пузырь некоторых костистых может быть вспомогательным средством при дыхании, действуя как резервуар для избыточного количества кислорода, который поступает в кровь через жабры и впоследствии реабсорбируется в кровь, когда Рыба находится в воде, содержащей относительно мало кислорода.[315] Однако ясно, что условия, при которых воздушный пузырь может использоваться таким образом, ни в коем случае не изучены полностью, поскольку в ходе эксперимента такие Рыбы умирали от асфиксии, хотя после смерти воздух из них поступал в кровь через жабры. в мочевом пузыре все еще содержалось более пятидесяти процентов кислорода.

Вспомогательные органы дыхания.— У некоторых рыб со специфическим поведением или живущих в особых внешних условиях развиваются дополнительные органы дыхания.

Хотя в данном конкретном случае никаких специальных органов не образуется, в первую очередь можно упомянуть особый метод кишечного дыхания, популярный у некоторых костистых. У одного из гольцов (*Misgurnus fossilis*)[316] воздух заглатывается и проходит по пищеварительному каналу, пока, наконец, не выходит через задний проход. Слизистая оболочка кишечника чрезвычайно сосудистая, и, следовательно, кровь вступает в достаточно тесные отношения с проглатываемым воздухом, позволяя ему обменивать углекислый газ на кислород. Кишечное дыхание также встречается у видов южноамериканских пресноводных родов Siluridae и Loricariidae, *Callichthys*, *Doras*, *Loricaria* и *Plecostomus*;[317] и в некоторых случаях площадь дыхательной поверхности значительно увеличивается за счет развития складок и отростков слизистой оболочки кишечника.

У немногих тропических костистых животных любопытные лабиринтообразные органы развиты в соединении с некоторыми жаберными дугами и служат вспомогательными органами дыхания. У индийского "Лазающего окуня" (*Anabas scandens*),[318] семейства Anabantidae, орган (рис. 169) состоит из трех или более концентрически расположенных костных пластинок с волнистыми зубчатыми краями, прикрепленных общим костным основанием к верхнему концу четвертой жаберной дуги и заключенных в специальное дорсальное расширение жаберной полости. Сосудистая оболочка, которая покрывает пластинки, обильно снабжается венозной кровью через ответвление четвертой афферентной жаберной артерии, эквивалентного эфферентного сосуда, соединяющегося с дорсальной частью аорты. По существу сходные органы обнаружены у нескольких родов Osphromenidae (например, *Polyacanthus*, *Osphromenus* и *Trichogaster*). Более простая форма дыхательного органа примерно того же типа встречается у индийского семейства Ophiocephalidae.[319] У этих рыб с каждой стороны имеется дополнительная жаберная

полость, расположенная выше той, в которой находятся жабры, но свободно сообщающаяся с ней (рис. 170). Полость выстлана утолщенной и сморщенной сосудистой оболочкой, но в остальном не содержит особых дыхательных структур.

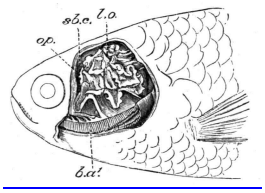


Рис. 169.—Лабиринтообразный орган *Anabas scandens*, обнаженный при удалении большей части крышечки. *b.a'*, Первая жаберная дуга; *l.o*, лабиринтообразный орган; *op*, крышечка; *sb.c*, наджаберная полость.

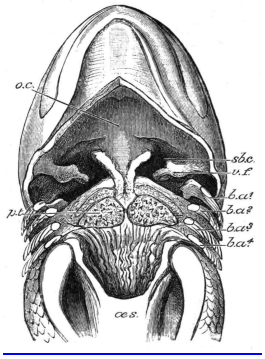


Рис. 170.—Надбрюшинные полости *офиоцефала*. Вентральный вид, как видно после удаления вентральных половинок жаберных дуг, *б.а.*1-4, первые четыре жаберные дуги; *o.c.*, крыша полости рта; *oes*, пищевод; *n.m.*, глоточные зубы; *sb.c*; левая наджелудочковая полость; *v.f*, складки выстилающей оболочки полости.

У силуроидных родов *Clarias* и *Heterobranchus* добавочный орган принимает форму разветвленных, древовидных и сильно сосудистых структур, развитых в виде выростов из дорсальных концов одной или двух жаберных дуг и заключенных в заднее и дорсальное расширение собственно жаберной полости (рис. 171).

Другой пример этих интересных структур встречается у *Chanos salmoneus* и нескольких других Clupeidae[320] в форме свернутого жаброподобного органа ("жаберной спирали"), который поддерживается дорсальным сегментом четвертой жаберной дуги и заключен в аналогично изогнутое продолжение слепой кишки в жаберной полости. Каждая жабра получает свою кровь из четвертой афферентной жаберной артерии, соответствующий эфферентный сосуд соединяется с четвертой эфферентной жаберной артерией. Похожая спирально свернутая "жаберная спираль" обнаружена также у *Heterotis ehrenbergii*,[321] среди Osteoglossidae и у нескольких видов Characinidae.[322]

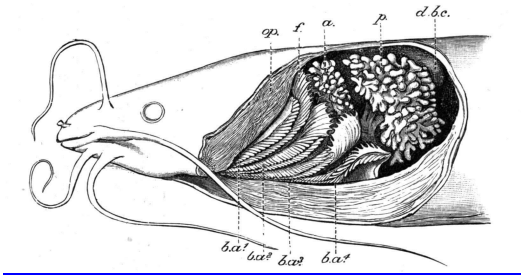


Рис. 171.— Дополнительный дыхательный орган *Клариаса*, видимый после удаления левой крышечной крышки. *a*, передний древовидный орган; *b.a*¹⁻⁴, первые четыре жаберные дуги и их голобранхи; *d.b.c*, дорсальное продолжение левой жаберной полости; *f*, модифицированные жаберные нити; *op*, основание крышечки; *p*, задний древовидный орган.

У других костистых костей вспомогательный орган дыхания принимает вид парных легкоподобных выростов жаберной полости. Так, у одного из симбранхид, индийского "угря кучиа" (*Амфипнозная кучия*),[323] имеется пара маленьких пузыреподобных мешочков с перепончатыми и сосудистыми стенками, каждый из которых открывается в жаберную полость над первой жаберной щелью и снабжается кровью по афферентной жаберной артерии первой жаберной дуги, лишенной жабр. Крайняя модификация в том же направлении представлена индийским силуроидом *Saccobranchus*.[324] У этой рыбы длинный дивертикул слепой кишки жаберной полости простирается назад с каждой стороны от дорсальной области первой жаберной расщелины до хвоста и по своему ходу располагается внутри боковой мускулатуры туловища и близко к позвоночному столбу (рис. 172). Стенки слепой оболочки являются сосудистыми, но в их полостях не развиваются специальные дыхательные структуры, которые при жизни содержат только воздух. У *S. singio* правая слепая кишка снабжается кровью за счет продолжения кзади дорсальной части первой афферентной жаберной артерии этой стороны; левая, напротив, снабжается соответствующей частью четвертой афферентной артерии той же стороны. У *S. fossilis*[325] оба воздушных мешка снабжаются четвертой афферентной жаберной артерией. Выводящие сосуды присоединяются к четвертой выводящей жаберной артерии, правой или левой, в зависимости от обстоятельств.

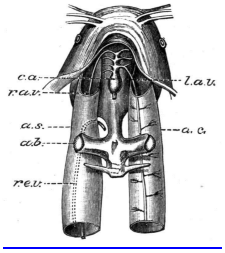


Рис. 172.—Воздушные мешочки *певчего крестца*. *a.b*, воздушный пузырь, заключенный в костную капсулу; *a.c.*, правый воздушный мешок; *a.s*, левый воздушный мешок; *c.a.*, bulbus aortae; *l.a.v*, дыхательный сосуд левого воздушного мешка; *r.a.v*, дыхательный сосуд правого воздушный мешок; *r.e.v*, выводящий сосуд правого мешка. (По Хиртлу, изменено Хубрехтом.)

Возможно, за одним или двумя исключениями, дополнительные органы дыхания Рыб, по-видимому, существуют для того, чтобы их обладатели могли дышать воздухом. Это, безусловно, относится к лабиринтообразным органам *анабаса* и его союзников, а также к таким рыбам, как *амфипноус*, *саккобранхус* и Ophiocephalidae, и, вероятно, к другим. Почти все эти Рыбы имеют тропическое географическое распространение, более или менее земноводные по своему образу жизни и обычно обладают замечательной способностью поддерживать жизнь вне воды в условиях, которые быстро становятся смертельными для обычных рыб. Таким образом, *Anabas scandens* может сохраняться живым в течение нескольких дней в глиняных горшках без воды, а на свободе способен преодолевать небольшие расстояния по суше, особенно ранним утром, когда на земле лежит роса, в то время как *амфипноус* частопосещает в траве болота, прячась в ямках в траве и по бокам прудов. На самом деле, даже находясь в воде, доступ к воздуху, который, вероятно, проглатывается и проходит через их вспомогательные органы дыхания, необходим для их существования. Эксперименты убедительно доказывают, что если таким образом искусственно лишить Рыбу доступа воздуха, то быстро наступает удушье.[326]

В дополнение к дыханию воздухом с помощью специальных органов, эволюционировавших для этой цели, существует множество пресноводных рыб, которые, подобно только что упомянутым, периодически всплывают на поверхность и заглатывают воздух, чтобы насытить воду, омывающую жабры, кислородом.[327]

ГЛАВА XI

ВОЗДУШНЫЙПУЗЫРЬ

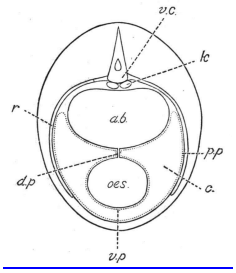


Рис. 173.Поперечный разрез тела костистого животного, показывающий положение воздушного пузыря (схема). *a.b*, воздушный пузырь; *c*, целома; *d.p*, пневматический проток; *k*, почки; *oes*, пищевод; *p.p.* и *v.p.*, париетальный и висцеральный слои брюшины; *r*, ребро; *vc*, позвоночный столб.

У Crossopterygii, Chondrostei и Holostei, у Dipnoi и у подавляющего большинства костистых на дорсальной стороне целома, между пищеварительным каналом внизу и почками и позвоночным столбом вверху, расположен более или менее удлиненный мешочек с перепончатыми стенками, внутренней эпителиальной выстилкой и газообразным содержимым - воздушный пузырь (рис. 154 и 173). Воздушный пузырь, обычно развивающийся у эмбриона в виде выростов слепой кишки с дорсальной поверхности пищевода, растет кпереди и кзади и может либо сохранять на протяжении всей жизни свою примитивную связь с пищеварительным трактом посредством более длинного или короткого трубчатого канала, пневматического протока, либо полностью отделяться от него у взрослого человека из-за атрофии протока. Его стенки иногда, но редко, содержат мышечные волокна, как у *лепидостеуса*, *Амии* и Дипнои, и всегда более или менее сосудистые, в то время как латерально и вентрально орган снаружи окружен брюшиной (рис. 173). В дополнение к мышечным волокнам, распределенным по его стенкам, мочевой пузырь часто снабжен мощными внешними мышцами, особенно у тех рыб, у которых он используется как орган для выработки звука. У различных групп рыб, у которых он присутствует, воздушный пузырь часто претерпевает значительные структурные изменения и становится приспособленным для выполнения различных функций.

У Cyclostomata нет и следа воздушного пузыря, и, если только он не представлен у некоторых акул (например, у *куньих*, *галеусов* и *акантий*),[328] маленькой слепой кишкой, встроенной в спинную стенку пищевода и сообщающейся с его полостью, он также отсутствует у всех Эласмобранх. У кроссоптеригий (например, у *полиптеруса*),[329] воздушный пузырь двойной, но в то время как правый мешок длинный и несколько трубчатый, левый намного меньше и овальной формы (рис. 174). Вблизи их передних конечностей два мешочка сливаются в единую непарную камеру, за пределы которой они снова выступают в виде двух коротких слепых глаз. Срединная камера открывается в пищевод с вентральной стороны отверстием (*gl*), ограниченным выступающими губами и снабженным мышечным сфинктером. Орган лишен внутренних мешочков. В хрящевой ткани (например, в *желудке*) воздушный пузырь имеет овальную форму, с гладкой внутренней поверхностью без мешковин и выстилкой из мерцательного эпителия, и сообщается с пищеводом посредством относительно широкого, расположенного сзади воронкообразного отверстия.

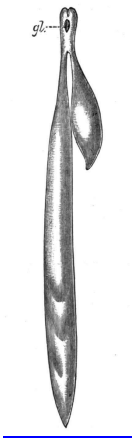


Рис. 174.—Воздушный пузырь *полиптеруса*. *gl*, голосовая щель. (Из Видерсхайма.)

У Lepidosteidae единственный воздушный пузырь простирается по всей длине брюшной полости и, как у *Polypterus*, сообщается с внешней средой через похожее на гортань преддверие, снабженное голосовой щелью,[330] которое, однако, открывается дорсально в пищевод (рис. 175). Прочная волокнистая полоса проходит вдоль срединной линии внутренней поверхности его дорсальной стенки, от которой отходят вентрально с каждой стороны серии поперечных фиброзно-мышечных гребней, образующих границы двойного ряда правильно расположенных альвеол (рис. 176). Дно каждой альвеолы еще более мешковато за счет более тонких ветвей основных волокнистых тяжей.[331] У амиид мочевой пузырь очень большой, и, за исключением того, что короткая срединная щель разделяет его спереди на две короткие слепые оболочки, он непарный. Внутри его стенки сильно мешковаты, но альвеолы меньше и расположены менее регулярно, чем у *лепидостеуса*. Отверстие, сообщающееся с пищеводом, расположено дорсально.

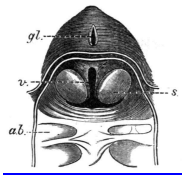


Рис. 175.— Часть воздушного пузыря с удаленной вентральной стенкой и голосовой щелью у *лепидостея*. *a.b* - Воздушный пузырь; *gl* - голосовая щель; *s* - выпячивание задней стенки преддверия в полость воздушного пузыря; *v*- расщелина, ведущая из воздушного пузыря в преддверие. (Из Видерсхайма.)

Следует отметить, что у всех предшествующих костеносцев пневматический проток удивительно короткий, а сообщение между воздушным пузырем и пищеводом почти прямое посредством большего или меньшего отверстия, которое, за исключением *Acipenser*, расположено более кпереди, чем у большинства других костеносцев; и далее, в отличие от многих костистых, здесь нет особых "retia mirabilia", "красных телец" или "красных желез".

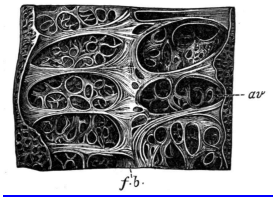


Рис. 176.— Часть воздушного пузыря *Лепидостеуса*, открытая вдоль срединно-вентральной линии, чтобы показать альвеолы. *av*, альвеола; *f.b*, медиадорсальная фиброзно-мышечная полоса. (Из Видерсхайма.)

У дипноя структурное сходство воздушного пузыря с настоящим легким, которое в некоторой степени наблюдается у *Polypterus*, *Amia* и *Lepidosteus*, становится еще более заметным.

У *неоцератода*[332] орган мало чем отличается от органа *лепидостея* и имеет форму просторного непарного мешка, простирающегося от одного конца брюшной полости до другого. На его внутренней поверхности две волокнистые полосы, одна из которых дорсальная, а другая вентральная, пересекают всю длину мочевого пузыря и слегка выступают в его полость. Между этими срединными гребнями проходит ряд поперечных перегородок, образующих границы ряда пар двусторонне симметричных овальных альвеол, стенки которых еще более мешковаты сетью более тонких гребней (рис. 177). Короткий пневматический проток, по-видимому, является передним продолжением правой половины мочевого пузыря и открывается в пищевод небольшой голосовой щелью, расположенной на вентральной стороне, немного правее срединной линии.

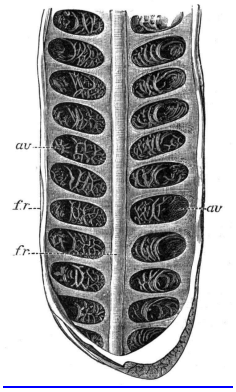


Рис. 177.Внутренняя часть части воздушного пузыря *неоцератода*. *av*, альвеола; *f.r*, два волокнистых гребня. (From Günther.)

Более сложный и гораздо более похожий на легкое воздушный пузырь *протоптеруса* (рис. 178)[333] по существу двойной, состоящий из передней непарной части и двух мешковидных продолжений, которые тянутся назад по всей длине целома, постепенно сужаясь к клоаке. Кпереди непарная часть органа продолжается в преддверие или воздуховод, который, пройдя вентрально по правой стороне пищевода, открывается в последний через вентрально расположенную щелевидную голосовую щель, сразу за последней парой жаберных щелей. Края голосовой щели снабжены радиально расположенными мышцами-расширителями, а в соединении с ее передней границей имеется фиброзно-хрящевая пластинка, похожая на надгортанник.[334] Центральная полость каждого легкого (рис. 178 и

179) сообщается с рядом альвеол большего или меньшего размера в стенке легкого, и каждая из последних последовательно открывается в меньшие трубчатые полости, а затем в еще меньшие концевые мешочки слепой кишки. Следовательно, легкие в гораздо большей степени, чем у *Neoceratodus*, приближены по структуре к легким высших наземных позвоночных. Неполосатые мышечные клетки, пигментные клетки и кровеносные капилляры в изобилии присутствуют в соединительной ткани, внешней по отношению к эпителию, выстилающему полости легких.

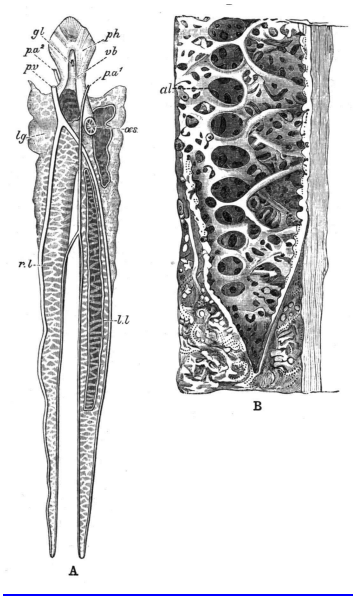


Рис. 178.—**A**, воздушный пузырь *протоптеруса*, если смотреть с брюшной стороны. Части вентральных стенок глотки и мочевого пузыря были удалены. *gl*; голосовая щель; *lg*, неразделенная часть легкого; *l.l*, левое легкое; *oes*, пищевод; *p.a*^{1}, *p.a*^{2}, левая и правая легочные артерии; *ph*, глотка; *p.v.*, легочная вена; *r.l*, правое легкое; *vb*, преддверие. (От Ньютона Паркера.) **B**, часть одного легкого *протоптеруса*, вскрытая со спинной стороны, чтобы показать альвеолы. *al*; Альвеола. (От Болдуина Спенсера.)

Воздушный пузырь *Лепидосирена* очень напоминает таковой у *протоптеруса*, и, как и у последнего двулопастного, голосовая щель, по-видимому, снабжена надгортанником.[335]

У всех двукрылых воздушный пузырь сильно сосудист, но, тем не менее, в нем нет и следа "красных телец" или "красных желез".

Наиболее поразительные особенности удивительно полиморфного воздушного пузыря костистых костей связаны с (*a*) его наличием или отсутствием; (*b*) различиями в форме и относительных размерах; (*c*) развитием выростов слепой кишки; (*d*) разделением его полости путем образования внутренних перегородок; (*e*) сохранением или подавлением пневматического протока и случайным развитием вторичных протоков, сообщающихся непосредственно с внешней средой; (*f*) наличием "красных желез" или "красных телец"; (*g*) его связь со слуховым органом; (*h*) его приспособление в качестве органа для производства звуков.

(*a*) Воздушный пузырь отнюдь не повсеместно присутствует у костистых. Он отсутствует в нескольких целых семействах,[336] таких как, например, плоские рыбы или Pleuronectidae, Scopelidae и "Присоски" (Cyclopteridae). В некоторых семействах, таких как макрели (Scombridae), "Бленни" (Blenniidae) и Polynemidae, орган присутствует у большинства родов, но отсутствует у нескольких, или даже присутствует или отсутствует у разных видов одного и того же рода. Таким образом, из трех британских видов макрели, а именно. у испанской скумбрии (*Scomber colias*), *S. pneumatophorus*и обыкновенной скумбрии (*S. scombrus*) воздушный пузырь присутствует у первых двух, но отсутствует у третьего.[337]

(*b*) Как и следовало ожидать, форма воздушного пузыря у разных костистых чрезвычайно различна и обычно соответствует форме тела, в то время как различия в относительных размерах встречаются часто даже у близкородственных видов. Иногда орган имеет более или менее трубчатую, веретенообразную, яйцевидную или сердцевидную форму; иногда он имеет форму "гантели", состоящей из двух боковых мешочков, соединенных срединной трубчатой частью, как у силуроидов *Clarias* и *Callichthys*; или он может иметь форму подковы, как у силурид *Ailia*.[338] Нередко поперечное сужение разделяет воздушный пузырь на два сообщающихся мешочка, как у большинство представителей семейства Карповых (Cyprinidae) или три таких мешочка могут быть образованы двумя перетяжками (например, *Ophidium*). У "Электрических угрей" (Gymnotidae) есть два мешочка, соединенных тонким каналом, из которого берет свое начало пневматический проток.[339]

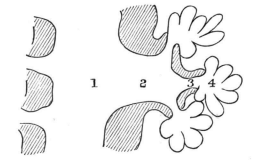


Рис. 179.— Показано строение одной из более крупных альвеол воздушного пузыря *Протоптеруса*. 1, Центральная полость легкого; 2, альвеола; 3, трубчатые полости, сообщающиеся с 4, маленькими концевыми мешочками. (От Болдуина Спенсера.)

Воздушный пузырь либо более или менее свободен в брюшной полости, либо прочно прикреплен к центру позвонка и их реберным отросткам волокнистыми отростками, проходящими между двумя структурами. Нередко орган простирается из брюшной полости в хвост, иногда проникая на короткое расстояние в расширенный кровеносный канал передних хвостовых позвонков или несимметрично простираясь либо с правой, либо с левой стороны хвоста. Возможно, чаще, когда воздушный пузырь продолжается в хвост, он принимает форму двух расположенных двусторонне и симметричных слепых глаз, которые отходят назад на различное расстояние внутрь хвостовых мышц и соприкасаются с соседними элементами скелета, как у Notopteridae, а также у некоторых Sparidae, Carangidae и Scombridae. Расширение воздушного пузыря в хвост часто связано с коротким, сжатым с боков туловищем, которое, если мочевой пузырь хочет достичь своей нормальной степени развития, требует его удлинения в хвостовую область.

(*c*) Характерной особенностью воздушного пузыря многих костистых, принадлежащих к самым разным семействам, является развитие более или менее сложной системы простых или различно разветвленных слепых выростов, которые, подобно внутренним

перегородкам, особенно характерны для тех рыб, у которых мочевой пузырь используется в качестве голосового органа, не являясь, однако, для них специфичными.

У некоторых гадидовых, например, у трески (*Gadus morrhua*), воздушный пузырь разделяется спереди на пару отростков слепой кишки, которые тянутся вперед к голове и часто причудливо свернуты. Несколько похожие слепыши также присутствуют у видов Berycidae, Sparidae, Siluridae, Clupeidae и Notopteridae. Продолжения слепой кишки также могут развиваться от заднего конца мочевого пузыря и, как уже упоминалось, доходить до хвоста; или даже от обоих концов у одного и того же вида (например, у *Notopterus*).[340] У силуридов, *Rita crucigera*,[341] с каждой стороны сердцевидного мочевого пузыря развивается длинная трубчатая слепая кишка, которая оттуда продолжается назад к заднему проходу. У некоторых видов *слепушонок* того же семейства (например, *D. maculatus*),[342] изящный ряд разветвленных слепых оболочек разного размера окаймляет каждый из боковых краев мочевого пузыря. Однако именно в семействе Physoclist Sciaenidae[343] ветвление воздушного пузыря достигает наибольшего развития по протяженности и разнообразию.

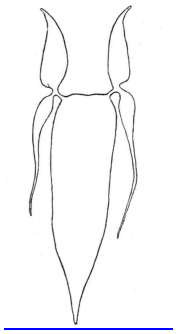


Рис. 180.— Воздушный пузырь *отолита*. (Из Кювье и Валансьена.)

В *отолите* (рис. 180) от переднебоковых углов мочевого пузыря отходят два коротких трубчатых канала, каждый из которых впоследствии разделяется на два удлиненных сужающихся мешочка, из которых один направлен вперед, а другой назад. У *Corvina lobata* (рис. 181) боковые края мочевого пузыря повсюду окаймлены рядом пучков слепой оболочки, каждый пучок соединен коротким общим каналом с полостью органа. В "Барабане" (*Pogonias chromis*) (рис. 182) с каждой стороны передней трети воздушного пузыря имеется ряд разветвленных в пальцах придатков слепой кишки, самые задние из которых с каждой стороны соединены трубчатым каналом, также несущим разветвленную слепую кишку, с соответствующей заднелатеральной оконечностью мочевого пузыря.

Коллихтис[344] имеет еще более примечательное устройство. В этом седалищном отростке (рис. 183) с каждой стороны мочевого пузыря отходят двадцать пять трубчатых ветвей, все они вскоре подразделяются на дорсальный и вентральный отделы. Они еще больше разделяются, и их ветви либо заканчиваются глухо, либо продолжаются в ряд арок до средне-спинной или средне-вентральной линии, в зависимости от обстоятельств, где они становятся непрерывными с соответствующими ветвями противоположной стороны. Ряд дорсальных ветвей, охватываемых брюшной оболочкой, простираются между телом

воздушного пузыря и крышей полости тела, в то время как соответствующие вентральные ветви, вложенные аналогичным образом, окружают ту часть тела, которая содержит желудок, кишечник и печень.

Рис. 181.—Воздушный пузырь *Corvina lobata*. (Из Кювье и Валансьена.)

(*d*) В дополнение к разделению полости воздушного пузыря за счет уже описанных внешне очевидных, поперечных или продольных сужений или за счет роста простых или разветвленных продолжений, в органе часто образуются камеры или мешочки за счет развития внутренних перегородок.

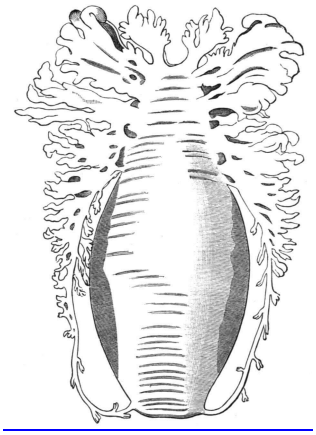


Рис. 182.—Воздушный пузырь *Pogonias chromis*. (Из Кювье и Валансьена.)

У многих Гурнардов (*Тригла*)[345] полость мочевого пузыря разделена на два сообщающихся отсека поперечно расположенной диафрагмой с перфорацией в центре. Большой воздушный пузырь некоторых видов *Erythrinus*[346] внутри разделен на многочисленные альвеолы или мешочки. У *нотоптеруса* продольная перегородка разделяет полость брюшной части мочевого пузыря на две боковые камеры, которые, однако, свободно сообщаются спереди. У подавляющего большинства силуридов[347] полость органа разделена характерным **Т-образным** расположением первичной поперечной и продольной перегородок на три сообщающиеся камеры, из которых одна расположена спереди и поперечно, а две - сзади и продольно (рис. 222). Задние отделы у многих родов еще более разделены ростом вторичных поперечных перегородок, простирающихся наружу от средней продольной перегородки, не достигая, однако, внешних боковых стенок камер. У некоторых родов, как у некоторых видов *пангасиуса*,[348] дополнительные волокнистые полосы и гребни, проходящие между первичной и вторичной перегородками, придают полостям боковых отсеков вид, что они заняты грубой губчатой сетью.

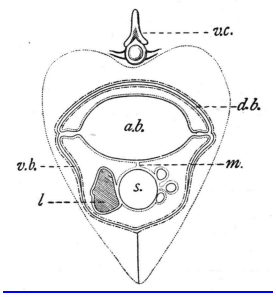


Рис. 183.Поперечный разрез брюшной области *Collichthys lucida*. *a.b*, Воздушный пузырь; *d.b* и *v.b*, дорсальные и вентральные ветви воздушного пузыря; *l*, печень; *m*, брыжейка; *s*, желудок; *v.c*, позвоночный столб. Пунктирные и ломаные линии, окружающие мочевой пузырь и его ответвления, представляют собой брюшинное расположение этих частей. (From Günther.)

(*e*) В своих отношениях к пищеводу и воздушному пузырю пневматический проток демонстрирует поразительные модификации в различных костистых мышцах. За очень редкими исключениями, открытый проток отсутствует у Heteromi, Catosteomi, Acanthopterygii, Opisthomi, Pediculati, Jugulares и Plectognathi, по этой причине термин "Physoclisti" часто использовался как собирательное название для этих рыб. С другой стороны, постоянно открытый проток обычно присутствует у Malacopterygii, Ostariophysi, Apodes и Haplomi, которые, как следствие, были обозначены как "Physostomi". Однако следует подчеркнуть, что все костистые кости являются физостомическими в эмбриональном состоянии, и станут ли они в конечном итоге физостомическими или останутся физостомическими, полностью зависит от прерывания или сохранения примитивного сообщения между воздушным пузырем и пищеварительным каналом. При наличии у костистых, пневматический проток, за некоторыми исключениями (например, у *нотоптерусов*), где он одновременно короткий и относительно широкий, почти всегда намного длиннее и уже, чем у других отрядов костистых и у дипноев, иногда проходя непосредственно из воздушного пузыря в пищевод, но нередко описывая сигмовидный изгиб, как у некоторых карповых, или еще более извилистый ход. Отверстие в пищеварительный канал, за, возможно, единственным исключением, находится сзади, но может варьироваться от начала пищевода до заднего конца желудка. У *Erythrinus* отверстие пищевода расположено сбоку. В двух случаях воздушный пузырь приобрел вторичные отверстия наружу, и из них одно находится у физостоми, а другое у физоклисти. У сельди (*Clupea harengus*),[349] в дополнение к собственно протоку, который соединен с дистальным концом слепой кишки, трубчатый канал выходит из задней оконечности мочевого пузыря и открывается наружу с левой стороны полового отверстия; следовательно, у этой рыбы воздушный пузырь имеет вторичную и прямую связь с внешней средой в дополнение к первичной и непрямой связи посредством его надлежащего протока. Ставрида (*Caranx trachurus*)[350] еще более своеобразна. У этой костистой кости нет настоящего пневматического канала, но вместо этого есть специальный канал, который проходит от мочевого пузыря и открывается в правую жаберную полость очень маленьким отверстием. Ни в том, ни в другом случае ничего не известно о способе происхождения или морфологической природе вторично приобретенного протока.

(*f*) Воздушный пузырь сильно отличается по степени сосудистости в различных костях, а также по степени накопления его капиллярных кровеносных сосудов в особых точках внутренней поверхности с образованием так называемых "красных телец" или "красных

желез". У некоторых костистых костей распределение капилляров равномерное или почти равномерное; у других, как у карпа (*Cyprinus carpio*) сосуды расположены веерообразными, расходящимися пучками почти по всей внутренней поверхности; у других, опять же, как у щуки (*Esox lucius*) пучки крупнее и более четко локализованы. Более экстремальная модификация происходит в некоторых Физостоми, при которой в одной или нескольких точках внутренней поверхности мочевого пузыря происходит значительная концентрация капилляров, которые выступают в полость органа в виде кроваво-красных масс различной формы. Эти "красные тела", по сути, представляют собой retia mirabilia, состоящую из масс переплетающихся, плотно упакованных капилляров с их афферентными артериями и эфферентными венами. Уплощенный эпителий, выстилающий мочевой пузырь, сохраняется на этих органах, не претерпевая каких-либо специальных изменений. У обыкновенного угря (*Anguilla vulgaris*) таких органов несколько, из которых самые крупные находятся у входа в пневмопровод.

У Physoclisti "красные тела", по-видимому, заменены настоящими железами,[351] которые, тем не менее, по внешнему виду очень напоминают первые. Некоторые из гадидовых, такие как треска (*Gadus morrhua*), пикша (*G. aeglefinus*) и хек (*Merluccius vulgaris*), имеют единственную большую "красную железу", выступающую внутрь мочевого пузыря из его спинной или вентральной стенки (рис. 184, А). У Джона Дори (*Зевса фабера*) таких желез пять, червеобразных и изогнутых по форме, причем их вогнутости обращены к центральной точке между ними (рис. 184, Б). У этих рыб "сеть мирабилей" кровеносных сосудов образует сосудистую основу желез. Обычный покровный эпителий мочевого пузыря замещается слабо зернистыми, столбчатыми и, очевидно, железистыми клетками по мере того, как он проходит по ретии мирабилии, и в то же время инвагинируется в массу капилляров в виде ряда простых слепых желез (рис. 185). Насколько в настоящее время известно, "красные железы" встречаются только у тех костистых костей, у которых воздушный пузырь не имеет пневматического протока, тогда как у тех рыб, у которых этот проток сохраняется на протяжении всей жизни, либо нет особых retia mirabilia, либо, как у угря, только так называемые "красные тела".[352]

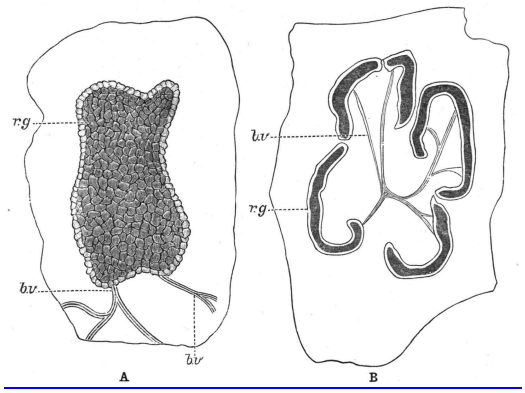


Рис. 184.—Красные железы, **A**, у трески (*Gadus morrhua*) и **B**, у Джона Дори (*Zeus faber*), видимые изнутри воздушного пузыря. *bv*, Кровеносные сосуды; *r.g*, красные железы. (От Суэйла Винсента и Стэнли Барнса.)

(*g*) и (*h*) Структурные модификации, связанные с соединением воздушного пузыря со слуховым органом, и его адаптация для производства звука, а также его использование при дыхании, рассматриваются в другом месте.[353]

Газы Воздушного пузыря.Газообразное содержимое воздушного пузыря состоит из кислорода и азота, но относительные пропорции этих двух газов различаются у разных рыб и даже у одной и той же рыбы в разных условиях. Обычно доля кислорода в пресноводных рыбах значительно меньше, чем в морских, а среди последних доля кислорода часто значительно выше, достигая в некоторых случаях 87% у глубоководных видов по сравнению с их мелководными сородичами. Обычно также присутствуют следы углекислого газа. Газы выделяются из крови, поскольку последняя циркулирует по капиллярам в стенках мочевого пузыря, и весьма вероятно, что "красные железы" играют важную роль в этом процессе; во всяком случае, экспериментальные исследования показали, что "секреция" или диффузия газа в воздушный пузырь, а также всасывание газа из мочевого пузыря в кровь происходят наиболее быстро у тех рыб, у которых присутствуют "красные железы" или "красные тела".[354]

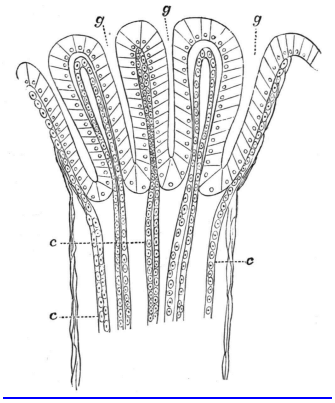


Рис. 185.— Вертикальный разрез "красной железы" (схема). *c* - Капиллярные кровеносные сосуды; *g*- трубчатые железы. (От Винсента и Барнса.)

Функции воздушного пузыря.—Вероятно, ни один орган ни в одной группе позвоночных не связан с выполнением большего разнообразия функций, чем воздушный пузырь рыб. Первоначально развившийся, возможно, в виде железистой слепой кишки у некоторых акул, воздушного пузыря у двукрылых и некоторых более распространенных костистых (например, *Amia* и *Lepidosteus*), а также, возможно, у нескольких более специализированных представителей последней группы (*например,* некоторых костистых), в большей или меньшей степени является вспомогательным органом дыхания. Во многих костелах это орган для производства звуков, а в других, опять же, иногда считается, что он имеет важное отношение к чувству слуха. Но если опустить такие второстепенные функции, которые, так сказать, были привиты воздушному пузырю, не может быть сомнений в том, что у подавляющего большинства рыб его основное назначение - действовать как гидростатический орган или "поплавок". С этой точки зрения экспериментальные исследования[355], по—видимому, подтверждают следующие выводы:-

Функция воздушного пузыря заключается в том, чтобы придать Рыбе массу за массой тот же вес, что и воде, в которой она обитает. В этом состоянии равновесия, или плоскости

наименьшего усилия, Рыба плавает *в* воде, и поэтому она способна плавать с минимальными мышечными усилиями. Очевидно, однако, что по мере того, как Рыба всплывает или тонет, она подвергается воздействию увеличения или уменьшения гидростатического давления, что неизбежно приведет к расширению или сокращению объема газа в воздушном пузыре и, следовательно, за счет уменьшения или увеличения удельного веса животного будет стремиться удалить Рыбу из ее плоскости с наименьшими усилиями. Чтобы противодействовать этому и вернуть Рыбе равновесие на новом уровне, газ либо всасывается из воздушного пузыря, либо в мочевой пузырь выделяется больше газа, в зависимости от обстоятельств. Согласно Моро, благодаря этому процессу автоматического приспособления Рыба всегда рано или поздно найдет плоскость наименьшего усилия, какой бы ни была ее глубина в воде; и далее, этот процесс протекает гораздо легче у тех рыб, которые обладают "красными железами" или "красными телами", и крайне медленно у тех, у которых эти органы отсутствуют. Тем не менее, представляется сомнительным, что этот процесс приспособления может принести Рыбе большую пользу при обычных вертикальных перемещениях, поскольку выделение и всасывание газов - сравнительно медленные процессы, продолжительность которых у разных рыб и в разных условиях варьируется от нескольких часов до нескольких дней. В целом представляется более вероятным, что приспособление к изменяющемуся давлению на разных глубинах с помощью таких средств с гораздо большей вероятностью окажется полезным при таких медленных и постепенных изменениях уровня, с которыми сталкиваются в ходе суточных, сезонных или других периодических миграций, чем при быстрых изменениях уровня, которые могут иметь место при обычном вертикальном передвижении.[356] В целом по Рыбам, и особенно по Physoclisti, можно сделать вывод, что обладание воздушным пузырем ограничивает свободу передвижения в вертикальном направлении и ограничивает обычную локомоцию в более или менее четко определенных вертикальных пределах выше или ниже плоскости наименьших усилий на данный момент. В качестве иллюстрации этого положения и в качестве доказательства опасности, которой подвергается слишком быстрый подъем воды, можно привести следующие замечания относительно "Килча", небольшого лососевого (*Coregonus*), обитающего в Боденском озере и являющегося излюбленным предметом питания:[357]— Рыбу "ловят сетями и вытаскивают на поверхность воды; она неизменно всплывает с сильно раздутым брюхом, воздух в плавательном пузыре освобождается под давлением водяного столба , значительно расширился и вызвал это неестественное растяжение, которое делает Рыбу совершенно неспособной плавать. В этих условиях Рыба, естественно, не может жить в течение какого-либо длительного времени. Но у озерных рыбаков есть очень простое средство; они прокалывают воздушный пузырь тонкой иглой; воздух выходит с некоторой силой, вздутие спадает, и рыбы получают возможность жить в совершенно изменившихся условиях давления, даже на довольно мелководье и у поверхности, плавая совершенно так же свободно, как их товарищи, обитатели поверхностных вод. Следовательно, кильч ограничен определенной глубиной, потому что он не способен приспособить натяжение своего плавательного пузыря к изменению давления в толще перекрывающейся воды ".

Не исключено, что Физостоми или, по крайней мере, большинство из них находятся в несколько более выгодном положении в этом отношении. Из общего отсутствия "красных желез" в этой группе можно сделать вывод, что какой бы способностью к выделению или абсорбции газов они ни обладали, они должны проявляться исключительно медленно, и, следовательно, ими можно пренебречь как средством регулирования давления. С другой стороны, они, по-видимому, обладают компенсирующим преимуществом, заключающимся в

возможности заменить абсорбцию механическим выделением газа через пневматический канал. Таким образом, может показаться, что физостоми имеют явное преимущество перед физоклисти в том, что во время всплытия в воде они могут легче адаптироваться к пониженному давлению более высокого уровня, выбрасывая необходимое количество газа, чем полагаясь на процесс поглощения газа.[358] Этот вывод согласуется с результатами эксперимента и со многим, что известно о повадках этих рыб и их большей свободе передвижения в вертикальном направлении.

Эти кратко обобщенные выводы относительно гидростатической функции воздушного баллона, однако, должны быть приняты только в общем смысле. В воздушном пузыре рыб имеется множество структурных аномалий, которые очень трудно объяснить или соотнести с какими-либо изменениями в привычках или двигательной активности его обладателя.

В этой связи можно упомянуть, что наличие или отсутствие воздушного пузыря у разных рыб, по-видимому, в некоторой степени определяется двумя причинами. Во-первых, всякий раз, когда потребности Рыбы требуют исключительной свободы передвижения во всех направлениях, ограничения, налагаемые наличием воздушного пузыря, устраняются его частичным или полным подавлением; результат, полученный, во-вторых, предположением о том, что Рыба питается на дне или на грунте. Рыбы, подобные плоским рыбам или Pleuronectidae, когда они не двигаются при помощи своих плавников, обычно покоятся на морском дне, и, поскольку воздушный пузырь в таких условиях бесполезен, он, в результате, подвергся полной атрофии. Немало силуридов и некоторых карповых обитают на сравнительно мелководье быстро текущих горных потоков и часто снабжены присосками для прикрепления к камням. Для таких Рыб, как эти, гидростатический орган, очевидно, бесполезен, и поэтому он сильно уменьшился в размерах и в других отношениях приближается к состоянию рудиментарного органа.

ГЛАВА XII

СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА, ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ И КРОВЕНОСНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Циклостоматы и рыбы обладают замкнутой сосудистой системой, состоящей из сердца, артерий, капилляров и вен, образующих непрерывный ряд кровеносных каналов, снабженных определенными ограничивающими стенками, по которым кровь движется в постоянном направлении благодаря ритмичным сокращениям сердца. В процессе кровообращения кровь течет от сердца через единый большой ствол, брюшную аорту, к капиллярам жабр. Из жабр артериализованная кровь собирается в большой дорсально расположенный сосуд, дорсальную аорту, и оттуда распределяется по системе артерий к капиллярам различных органов тела. Наконец, кровь собирается из капилляров и возвращается по венам к сердцу.

Хотя в большинстве случаев органы тела снабжаются артериализованной кровью, поступающей к ним по артериям, тем не менее, есть случаи, когда орган может получать

венозную кровь по вене в дополнение к артериальной крови, поступающей по артерии. Например, капилляры печени получают не только кровь из печеночной артерии, но и венозную кровь по крупной вене (печеночной воротной вене), образованной соединением ряда более мелких вен, по которым венозная кровь собирается из капилляров желудка, кишечника, селезенки и поджелудочной железы. В этом и подобных примерах, когда вена, образованная соединением капилляров органа или ряда органов, вместо того, чтобы соединяться с другими венами и идти к сердцу, становится непрерывной со вторым набором капилляров в каком-либо другом органе, говорят, что образуется "портальная" система, и в конкретном примере с печенью это называется "печеночно-портальной" системой. Аналогичная, или "почечная портальная" система также существует в связи с почками у большинства рыб.

Нет никаких сомнений в том, что изначально сосудистая система позвоночных животных состояла из дорсальной артерии (дорсальной аорты), проходящей вдоль средней дорсальной линии пищеварительного канала, и вентральной или подкишечной вены, аналогично связанной с вентральной поверхностью пищеварительной трубки. Два сосуда были соединены рядом пар боковых ответвлений, которые брали свое начало от дорсального сосуда и, благодаря своему подразделению, образовывали капиллярную сеть в стенках пищеварительного канала. Из этих сетей выходят парные вены, которые впадают в подкишечную вену. Простота этого примитивного устройства была несколько нарушена в области глотки развитием жаберных щелей, в стенках которых кровь циркулировала для дыхательных целей от брюшного к спинному сосуду; а также развитием печеночного портального кровообращения в связи с печенью. В последнем случае подкишечная вена входит в печень и подразделяется на капилляры в веществе этого органа, соответствующий выводящий сосуд, или печеночную вену, становясь непрерывной с передней или глоточной частью подкишечной вены, или, как ее обычно называют, вентральной аортой. При таком низком уровне развития сосудистой системы, которая, возможно, наиболее полно сохранена у Amphioxus, циркуляция крови, вероятно, осуществлялась за счет волнообразных сокращений большего или меньшего количества крупных сосудов; но впоследствии у истоков брюшной аорты развилось сердце с определенной камерой.

О рыбах в целом можно сказать, что примитивные спинные и брюшные сосуды присутствуют у эмбриона и какое-то время сохраняют свое первоначальное соотношение и физиологическое значение. В весьма неодинаковой степени они могут сохраняться и у взрослого человека, где, однако, сосуществуют с многочисленными другими сосудами, вызванными к существованию растущей дифференцировкой организма. Таким образом, на более позднем этапе эмбриональной жизни подкишечная вена становится несколько фрагментарной. Его хвостовой отдел (хвостовая вена) перестает быть непрерывным с прекаудальной частью, и кровь, собираемая из мышц и других структур хвоста, доставляется к сердцу парой задних кардинальных вен, которые либо непосредственно продолжаются с хвостовой веной, либо косвенно через вмешательство портальной системы почек в почках. Прекаудальная часть подкишечной вены представлена веной, которая проходит вперед в стенке кишечника и является одним из второстепенных притоков воротной вены печени, в то время как ее предпеченочный отдел последовательно представлен печеночной веной, сердцем и брюшной аортой. Из дополнительных вен, которые дополняют эти остатки примитивно непрерывной подкишечной вены, самыми крупными и наиболее постоянными являются (*a*) задние кардинальные вены, которые, начинаясь в почках и получая кровь из этих органов, проходят вперед к сердцу; (*b*) пара

передних кардинальных вен, образованных объединением более мелких вен головы, включая головной мозг, и проходящих назад к сердцу. На уровне последнего органа каждая передняя кардинальная вена соединяется с задней кардинальной веной той же стороны тела, образуя короткий, но широкий поперечный сосуд, Кювьеров проток или прекавальную вену, которая открывается в самую заднюю из полостей сердца, а именно. венозный синус; (*c*) пара нижних яремных вен, по которым питательная кровь жаберного аппарата возвращается в правый и левый кювье-протоки. В дополнение к этим основным венам может также быть пара боковых вен, собирающих кровь от боковых стенок туловища, а также открывающихся в Кювье-протоки; и подключичные и бедренные вены от грудных и брюшных плавников.

С другой стороны, примитивный спинной сосуд (дорсальная аорта) сохраняет не только свое первоначальное положение и соотношения, но и свою основную функцию как основного канала распределения артериализованной крови ко всем частям тела. Система боковых и, вероятно, сегментарно расположенных сосудов, с помощью которых у примитивных позвоночных были соединены спинные и подкишечные сосуды, претерпела значительные изменения у всех существующих Рыб, но, тем не менее, сохраняет большую часть своего первоначального расположения и взаимосвязей в глоточной области пищеварительного канала, где они представлены афферентными и выводящими сосудами жабр.

Теперь будет дан более подробный отчет о состоянии сосудистой системы циклостоматов и рыб.

Венозная система.Циклостоматы,[359] как и следовало ожидать, демонстрируют более примитивное состояние венозной системы по некоторым признакам, чем в любой другой группе. Прекаудальная часть подкишечной вены сохраняет большую часть своего первоначального значения и проходит через рудиментарный кишечный спиральный клапан до печени, где становится печеночной воротной веной. Из печени кровь собирается в *единственную* печеночную вену и по ней направляется в венозный синус. Хвостовой отдел подкишечной вены, ныне известный как хвостовая вена, раздваивается возле заднего прохода, и две ее ветви становятся непосредственно непрерывными с правой и левой задними кардиналами, не образуя портальной системы почек. На своем прямом пути к сердцу задние кардинальные вены расположены непосредственно под хордой и, получив кровь от почек и гонад, а также от многочисленных пар сегментарных вен стенки тела, соединяются с соответствующими передними кардинальными венами и образуют с каждой стороны короткий поперечный Кювье проток, который открывается в венозный синус. Существует также пара нижних яремных вен, которые, однако, соединяются напротив пятой пары жаберных мешков, образуя единый ствол; этот сосуд продолжается назад, снаружи к срединно-вентральному хрящу жаберной корзинки, и, наконец, открывается непосредственно в венозный синус.

У эласмобранксов (например, у *Mustelus antarcticus*)[360] хвостовая вена (рис. 186) находится в кровеносном канале хвостовой части позвоночного столба. При достижении почек вена разделяется на две почечные воротные вены, которые, однако, не являются прямым продолжением задних кардинальных вен, как при циклостоматозе, а, наоборот, после получения задних сегментарных и яйцевидных вен становятся непрерывными с капиллярами почек.

Из последних органов кровь собирается рядом почечных вен и по ним направляется к задним кардиналам, а оттуда к Кювье-протокам. Таким образом, у взрослого человека имеется хорошо развитая портальная система почек, но, тем не менее, следует отметить, что эта система развивается сравнительно поздно в эмбриональной жизни и что на более ранней стадии хвостовая вена непосредственно продолжается двумя задними кардиналами, точно так же, как это имеет место у Cyclostomata на протяжении всей жизни. Задние кардинальные вены расположены в дорсальной стенке целома (рис. 187), под позвоночным столбом. В задней части своего протяжения они впадают в почки (рис. 186); и в этой области две вены находятся в тесном взаимодействии по срединной линии и кое-где свободно сообщаются друг с другом. Располагаясь кпереди, они увеличиваются настолько, что напоминают кавернозные пазухи. В дополнение к передним сегментарным и яйцевидным венам, задние кардиналы получают семенную вену или яичниковую вену от мужской или женской гонады.

Прекаудальный отдел примитивной подкишечной вены, который теперь называется внутренней кишечной веной (рис. 186 и 187), пересекает спиральный клапан, когда он проходит вперед к печени, но с физиологической точки зрения в настоящее время является всего лишь одним из элементов большой печеночной воротной вены, основными притоками которой являются вены желудка и кишечника, включая железу прямой кишки, а также поджелудочную железу и селезенку. При входе в печень воротная вена печени делится на две основные ветви, ведущие к правой и левой половинам железы. Из печени кровь по двум печеночным венам поступает в венозный синус.

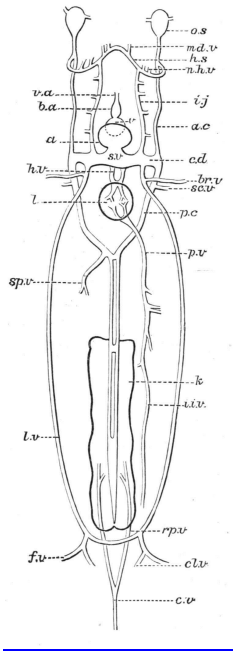


Рис. 186.—Венозная система *Mustelus antarcticus*. *a*, ушная раковина; *a.c*, передняя кардинальная вена; *b.a.*, артериальный конус; *br.v*, плечевая вена; *c.d*, Кювье проток или прекавальная вена; *c.v.*, хвостовая вена; *c.v.*, клоачная вена; *f.v.*, бедренная вена; *h.s.*, подъязычная пазуха; *h .v*, печеночная вена; *i.i.v.*, внутренняя кишечная вена; *i.j.*, нижняя яремная вена; *k*, почки; *l*, печень; *l.v.*, латеральная вена; *md.v.*, нижнечелюстная вена; *n.h.v.*, питательные подъязычные вены; *o.s.*, орбитальный синус; *p.c.*, задняя кардинальная; *p.v.* , воротная вена печени; *rp.v*, воротная вена почки; *sc.v*, подлопаточная вена; *sp.v*, семенная вена; *s.v*, венозный синус; *v*, желудочек; *v.a*, вентральная аорта. (В честь Ти Джея Паркера.)

Боковые вены (рис. 186) расположены на боковых стенках брюшной полости, непосредственно снаружи брюшины (рис. 187). Каждая жилка начинается возле брюшного плавника, где соединяется со своей собратьей поперек спинной поверхности ишио-лобкового хряща, и оттуда тянется вперед к грудному плавнику. В своем начале латеральная вена принимает бедренную вену от брюшного плавника и клоакальную вену, а также, вблизи своего переднего конца, плечевую вену от грудного плавника, в конечном итоге соединяясь с кювьериевым протоком на его стороне.[361]

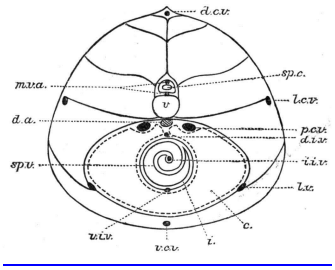


Рис. 187.—Схематический поперечный разрез эластомера, показывающий положение основных продольных кровеносных сосудов. *c*, Целома; *d.a*, дорсальная аорта; *d.c.v*, дорсальная кожная вена; *d.i.v.*, дорсальная кишечная вена; *i*, кишечник; *i.i.v.*, внутренняя кишечная вена; *l.c.v.*, латеральная кожная вена; *l.v*, латеральная вена; *m.v.a*, миелоническая вена и артерия; *p.c.v*, задняя кардинальная вена; *sp.c*, спинной мозг; *sp.v*, спиральный клапан; *v*, центр позвонка; *v.c.v.*, вентральная кожная вена; *v.i.v.*, вентральная кишечная вена. (От Ти Джея Паркера.)

Передняя кардинальная вена расположена непосредственно над жаберными дугами на боковой стороне головы и простирается вперед от своего соединения сзади с Кювьеевым протоком до внешней стороны слуховой капсулы, где она сообщается клапанным отверстием с большой пазухой, окружающей глазные мышцы (орбитальной пазухой), а вентрально, посредством аналогичного отверстия, с другой большой пазухой, подъязычной пазухой, которая лежит на внешней стороне соответствующей подъязычной дуги и продолжается вентрально со своим собратом по глазнице. противоположная сторона. В орбитальный синус открываются передняя лицевая вена из передней и наружной областей головы и передняя мозговая вена из боковой половины головного мозга, а в подъязычный синус питательные вены из подъязычного полубранша.

Нижние яремные вены расположены под жаберным аппаратом. Каждая вена начинается спереди, сообщаясь с подъязычной пазухой со своей стороны, и, получив питательные вены от голотранхиальных ветвей первых четырех жаберных дуг, открывается в соответствующий Кювье проток.

Венозная кровь из самого сердца собирается в две коронарные вены, которые впадают в венозный синус.

В дополнение к уже описанным более важным венам, существует также ряд срединных и боковых кожных вен, сообщающихся в разных точках с некоторыми из наиболее глубоко расположенных вен (рис. 187).

Характерными особенностями венозной системы *горностая*, как и эласмобранчей в целом, являются развитие поперечных соединений между некоторыми главными парными венами и тенденция многих главных вен расширяться в синусы более или менее неправильной формы.

В общих чертах венозная система телеостоми совпадает с венозной системой эласмобранчей, но, тем не менее, характеризуется несколькими более или менее важными модификациями, в то же время демонстрируя множество различий в незначительных деталях.

Воротная система почек обычно присутствует, но она чрезвычайно изменчива в источнике притоков даже у близкородственных форм.[362] У осетровых (*Acipenser*) и у некоторых костистых, таких как силуроидный, *кошачий амиур*, она напоминает таковую у эласмобранчей. У других костистых, напротив, портальная система почек представляет различные степени дегенерации или, возможно, несовершенной эволюции, как будет видно из следующих иллюстраций ее состояния у разных родов.

У *Amiurus* хвостовая вена после отхождения от правой и левой почечных воротных вен к почечным капиллярам выходит из вентральной поверхности почек и затем продолжается вперед между гонадами, венами, от которых она получает, как корешок печеночной воротной вены.

У угря (*Anguilla vulgaris*) хвостовая вена (рис. 188) пересекает сросшиеся задние отделы почек, впадая в несколько сегментарных вен от стенки тела, а также отходя с каждой

стороны от многочисленных портальных ветвей почек. Более кпереди, там, где две почки становятся отчетливыми, хвостовая вена также разделяется на две почечные воротные вены, и, поскольку каждая вена простирается вперед вдоль внешней границы почки со своей стороны, она принимает ряд сегментарных вен и, в то же время, дает ответвления к почечным капиллярам. Кроме того, каждая почечная воротная вена соединена с печеночной воротной веной серией особых дугообразных сосудов, в которые впадают яичниковые или семенные вены.

Следовательно, очевидно, что как у *амиуруса*, так и у *ангильи* первоначальная прямая непрерывность хвостовой и задних кардинальных вен была прервана образованием хорошо развитой почечной портальной системы, и, кроме того, остаток хвостовой венозной крови попадает в печень через печеночную воротную вену; отсюда следует, что, как и у столь многих низших позвоночных, дышащих воздухом, вся венозная кровь из хвоста распределяется либо по почкам, либо по печени в ходе своего кровообращения. обратное путешествие к сердцу.

Линь (*Tinca vulgaris*) демонстрирует интересную аномалию наличия двух хвостовых жилок, спинной и вентральной (рис. 189). Дорсальная вена непосредственно продолжается правой задней кардинальной, в то время как вентральная разделяется на три ветви, две из которых образуют правую и левую почечную воротную вену и принимают многочисленные сегментарные вены, а третья становится одним из притоков печеночной воротной вены. В этом костяке ясно, что часть каудальной крови проходит непосредственно к сердцу через правую заднюю кардинальную артерию, не пересекая ни почечные ворота, ни портальную систему печени.

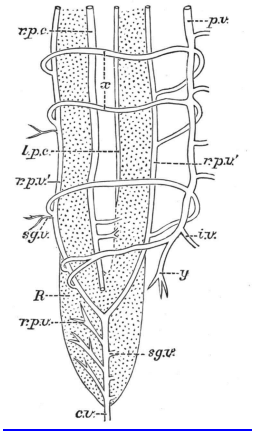


Рис. 188.—Портальное кровообращение почек у угря (*Anguilla vulgaris*). *c.v.*, хвостовая вена; *внутривенно*, кишечная вена; *l.p.c*, *r.p.c*, левая и правая задние кардинальные вены; *p.v.*, воротная вена печени; *R*, почка; *r.p.v*, *r.p.v'*, почечная воротные вены; *sg.v*, сегментарные вены; *x*, дугообразные анастомозы между воротной веной почки и воротной веной печени; *y*, вена мочевого пузыря. (Из Журдена.)

У трески (*Gadus morrhua*) хвостовая вена делится на две ветви. Более крупная правая вена сохраняет свое прямое продолжение с соответствующей задней кардинальной веной; левая, напротив, перестала быть непрерывной с сильно уменьшенной левой задней кардинальной веной и образует почечную воротную вену, распространение которой, однако, ограничено задней частью левой почки (рис. 190). Как и у *Amiurus*, ответвление хвостовой вены

образует один из притоков воротной вены печени. Таким образом, у трески, по-видимому, лишь относительно небольшая доля каудальной крови протекает через несовершенно развитую портальную систему почек, основная ее часть пересекает правую заднюю кардинальную часть и поступает непосредственно в сердце, оставляя, тем не менее, небольшую часть для передачи в печень. Наконец, можно упомянуть, что у некоторых костистых хвостовая вена сохраняет свою эмбриональную непрерывность с одной, обычно правой, задней кардинальной веной, не выделяя притока к воротам почек, как у окуня (*Perca fluviatilis*); или, после разделения, с обеими задними кардинальными венами, как у сосальщика (*Cyclopterus lumpus*). В таких случаях, как эти, никакая часть хвостовой крови не проходит через почки, и если портальная система почек вообще существует, единственными настоящими почечными воротными венами являются соседние сегментарные вены, которые передают венозную кровь непосредственно в почки, вместо того, чтобы сначала соединяться с почечными портальными ветвями хвостовой вены, как у Линя и угря.

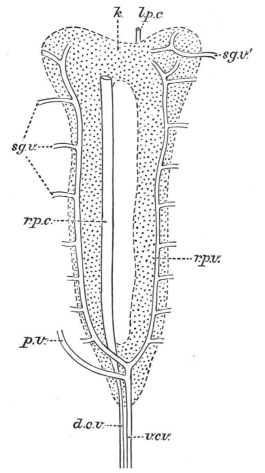


Рис. 189.—Портальная система почек у линя (*Tinca vulgaris*). *d.c.v.*, *v.c.v*, спинная и вентральная хвостовые вены; *k*, почка; *l.p.c*, *r.p.c*, левая и правая задние кардинальные вены; *p.v.*, воротная вена печени; *r.p.v*, воротная вена почки; *sg.v*, *sg.v'*, сегментарные вены. (Из Журдена.)

Каким бы ни было состояние портальной системы почки, вся почечная кровь в конечном итоге собирается почечными венами и направляется к задним кардиналам, которые часто соединены одним или несколькими поперечными анастомозами (рис. 190). В области сердца каждая задняя кардинальная артерия соединяется с соответствующей передней кардинальной артерией, образуя короткий, но широкий кювье-проток, который в конечном итоге открывается в венозный синус.

У эмбриона присутствует подкишечная вена (например, *Лепидостеус*, *Аципенсери* некоторые костистые),[363] но у взрослого костистого человека ее прекаудальный отдел обычно рассасывается или, во всяком случае, перестает быть узнаваемым, за исключением, возможно, одного из второстепенных притоков воротной вены печени.[364]

Воротная вена печени сформирована так же, как у эласмобранксов, но у разных костеносных она также может принимать вены от пилорической оболочки глаза, от части воздушного пузыря, гонад и, как упоминалось ранее, приток от хвостовой вены. Обычно в венозный синус впадают две печеночные вены, обычно одинакового размера (рис. 190).

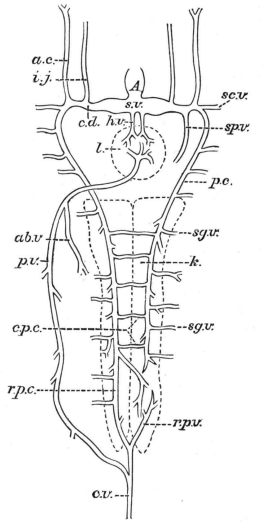


Рис. 190.— Венозная система костистого сустава (схематично). *A*, ушная раковина; *ab.v*, вена воздушного пузыря; *a.c.*, передняя кардинальная; *c.d*, Кювьеев проток; *c.p.c*, поперечные анастомозы между двумя задними кардинальными; *c.v.*, хвостовая вена; *h.v.*, печеночная вена; *i.j*, нижняя яремная вена; *k*, почка; *l* , печень; *p.c*, левая задняя кардинальная вена; *p.v*, воротная вена печени; *r.p.c*, правая задняя кардинальная вена; *r.p.v*, воротная вена почки; *sc.v*, подключичная вена; *sg.v*, сегментарная вена; *sp.v*, семенная вена; *s.v*, sinus venosus.

Большинство вен воздушного пузыря соединяются с печеночной воротной веной, как уже упоминалось (рис. 190), но некоторые из них, особенно те, что проходят от дорсальной стенки органа, открываются в задние кардиналы. Они могут, как у *Полиптеруса*, даже присоединяться к печеночным венам.[365]

Вены, идущие от гонад, очень различны по своему назначению, иногда соединяясь с задними кардиналами, как у лосося (*Salmo salar*); или с воротной веной печени, как у *Amiurus*; или, как у окуня (*Perca fluviatilis*), образуя своим соединением единый ствол, который сообщается непосредственно с левым кювьеровым протоком.

Представители больших боковых вен Elasmobranchs, по-видимому, отсутствуют в Телеостоми, вены грудных и тазовых конечностей соединяются с Кювьеровым протоком и задними кардинальными венами соответственно.

Две большие передние кардинальные вены, которые собирают кровь от головы и головного мозга, занимают свое обычное положение непосредственно над жаберным аппаратом и иногда соединяются поперечными анастомозами, когда они проходят назад, чтобы присоединиться к кювьериевым протокам. Нижняя яремная вена либо одиночная (например, *Gadus*), либо парная, как у *Perca* (рис. 190).

У дипноев венозная система отличается интересным сочетанием признаков, некоторые из которых либо примитивны, либо свойственны данной группе, в то время как другие демонстрируют отчетливый переход к эмбриональному или взрослому состоянию низших дыхательных позвоночных.

У *Neoceratodus*[366] (рис. 191) портальная система почек необычайно сложна, вены, доставляющие венозную кровь к почкам, берутся из нескольких источников, а именно: (1) из каждой из двух ветвей, на которые хвостовая вена делится на выходе из гемального канала (*af.r.v*); (2) из общего ствола (*pt.v*), который с каждой стороны образован объединением сегментарных вен определенных пост- миотомы клоаки и соединен со своим собратом поперечным анастомозом; (3) из более передне расположенных межреберных или сегментарных вен (*внутривенно*), которые входят непосредственно в каждую почку; и (4) из вены с каждой стороны, соответствующей воротной вене почки амфибии. Последняя вена (*rp.v*) образована одной из двух ветвей подвздошной или бедренной вены и присоединяется к соответствующей вене от каудальных миотомов; от общего ствола многочисленные ветви отходят к почке.

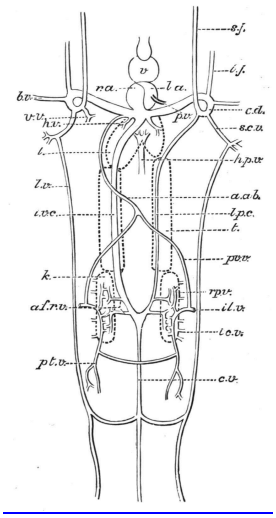


Рис. 191.—Венозная система *Neoceratodus*. *a.ab*, передняя брюшная полость; *af.r.v.*, афферентные почечные вены; *b.v.*, плечевой; *c.d.*, Кювьев проток; *c.v.*, каудальный; *h.p.v.*, портал печени; *h.v.*, печень; *внутривенно*, межреберные вены; *i.j*, нижняя яремная вена; *подвздошная*подвздошная артерия, *нижняя полая вена;*i.v.c, *почка;*l, *печень;*l.a, *левое предсердие;*l.p.c, *левая задняя кардинальная вена;*l.v., *латеральная кожная вена;*pt.v, *вена из постклоакальных миотомов*....., ; *p.v*, легочная вена; *pv.v*, тазовая; *r.a*, правое предсердие; *rp.v*, портальная почка; *s.c.v*, подлопаточная; *s.j*, верхняя яремная вена или передняя кардинальная; *t*, яичко; *v*, желудочек; *v.v*, правая позвоночная вена. (В честь Болдуина Спенсера.)

При отхождении воротных вен почек от каждой из двух вен, на которые делится хвостовая вена, *неоцератодус* приближается к Эласмобранкам. С другой стороны, использование обычных сегментарных вен от каудального и прекаудального миотомов, некоторые из которых непосредственно входят в почку, является особенностью, которая уже была отмечена у некоторых костистых костей; в то время как образование почечных ворот, впадающих в ответвление бедренной вены, является еще более поразительной характеристикой амфибий.

Выводящие почечные вены[367] соединяются с корнем левой задней кардинальной вены и прилегающей частью хвостовой вены.

Из двух больших венозных стволов, на которые делится хвостовая вена, правый намного крупнее и ведет себя несколько иначе, чем левый. Первый (*внутривенно*) проходит вперед

по отношению к правой почке, получая по своему ходу семенные или яичниковые вены от гонады своей стороны, а затем пересекает печень, окончательно открываясь в срединную часть венозного синуса, между устьями двух печеночных вен. Левая ветвь хвостовой вены (*l.p.c*) также проходит вперед по отношению к левой почке и принимает вены от соответствующей гонады; но вместо того, чтобы пересекать печень, она проходит над этим органом и, наконец, открывается в левый кювьеров проток. Ход левой вены и расположение сосуда к хвостовой вене и левому кювьерову протоку указывают на то, что он представляет левую заднюю кардинальную линию у других рыб. Из его непрерывности с хвостовой веной также очевидно, что задняя, или почечная, часть правого ствола является остатком правой задней кардинальной; но более передняя часть настолько близко напоминает посткавальную вену, или нижнюю полую вену высших позвоночных, в ее отношениях с печенью, печеночными венами и венозным синусом, что ее идентичность как таковая не вызывает сомнений, и эта интерпретация подтверждается хорошо известными наблюдениями[368] о способе происхождения нижней полой вены у высших позвоночных. Амфибия, и особенно соединение независимо сформированной нижней полой вены с задней или межпочечной частью эмбриональной правой задней кардинальной вены в сочетании с атрофией передней части последней вены.[369] Особые соединения и взаимосвязи этих двух крупных вен представляют собой дополнительную иллюстрацию значительного переходного состояния венозной системы у Дипнои. С другой стороны, прямая непрерывность хвостовой вены с сосудами, которые полностью или частично представляют две задние кардиналы, является признаком, одинаково характерным как для взрослого циклостома, так и для эмбрионального Эласмобранча, Костистости и амфибии.

Как и у циклостом и Эласмобранчей, прекаудальный отдел эмбриональной подкишечной вены представлен у взрослого человека внутрикишечной веной, которая пересекает спиральный клапан у его свободного края и является притоком воротной вены печени.

Две вены от неразделенного воздушного пузыря соединяются, образуя единый сосуд, который вместо того, чтобы соединяться с воротными или задними кардинальными венами печени, как у других рыб, открывается в левое ушко, подобно легочным венам амфибий.

Еще одно сходство с земноводными заключается в наличии передней брюшной вены. После выхода из тазовой конечности каждая бедренная вена делится на две ветви; одна из них образует почечную воротную вену, как описано ранее; другая, которую можно по праву назвать тазовой веной (*pv.v*), соединяется со своей коллегой, образуя срединную переднюю брюшную вену (*a.ab*). Продвигаясь вперед по вентральной брюшной стенке, вена в конечном итоге достигает сердца и впадает в венозный синус. Прямая связь передней брюшной вены с сердцем является еще одним примером сохранения у взрослого *неоцератода* переходного эмбрионального признака у развивающейся амфибии.[370]

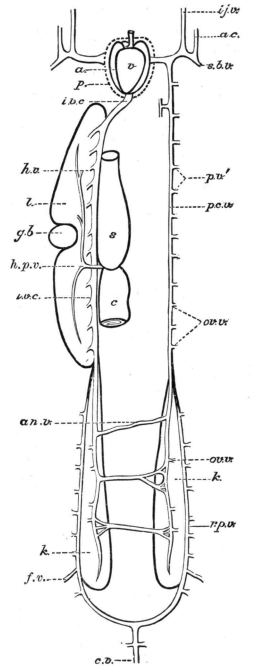


Рис. 192.—Венозная система *Протоптеруса*. *a* - Ушная раковина; *a.c* - передняя кардинальная вена; *an.v* - вены анастомоза; *c* - кишечник; *f.v* - бедренная или подвздошная вена; *g.b*- желчный пузырь; *h.p.v* - воротная вена печени; *i.j.v* - нижняя яремная вена; *ov.v* - вены яичников; *p* - перикард; *p.c.v* - левая задняя кардинальная вена; *p.v'*, теменные или сегментарные вены; *s* - желудочная; *sb.v*- подключичная. Другие рекомендательные буквы, как на рис. 191. (От Ньютона Паркера.)

Как и у других рыб, кровь из головы поступает в Кювье по передним кардинальным и нижним яремным протокам с каждой стороны. Боковых вен нет, кровь из брюшных плавников поступает в портальную систему почек или в переднюю брюшную вену, а из грудного плавника через подлопаточные и плечевые вены - в Кювье-протоки. Боковые кожные вены, однако, присутствуют; и, как у эласмобранксов (например, *Mustelus antarcticus*), анастомозируют спереди с подлопаточной веной, а сзади с хвостовой веной.

Меньше известно о венозной системе *протоптеруса*,[371] но, тем не менее, несомненно, что она представляет собой более продвинутую ступень эволюции, чем у *неоцератода*, и, за исключением сомнений относительно существования передней брюшной вены, она по существу аналогична венозной системе уродливой амфибии, у которой прервалась правая задняя кардинальная вена.

Каудальная вена (рис. 192) делится на правую и левую портальные ветви почки, ни одна из которых, однако, не является прямым продолжением нижней полой вены или левой задней кардинальной; напротив, к каждой почечной воротной вене присоединяется соответствующая подвздошная или бедренная вена, а также многочисленные сегментарные вены, и затем вся ее венозная кровь поступает в почку. Корешки нижней полой вены и левой задней кардинальной вены образованы почечными венами из двух почек, и по своему прямому ходу к сердцу обе вены дополнительно принимают генитальные и сегментарные

вены. На своем пути через печень нижняя полая вена принимает несколько печеночных вен и, наконец, открывается в венозный синус, в то время как левая задняя кардинальная вена присоединяется к соответствующему Кювье протоку, который также принимает переднюю кардинальную, нижнюю яремную и подключичную вены. Имеется внутрикишечная вена, как у *Neoceratodus*, но передняя брюшная вена еще не обнаружена. Две легочные вены, отходящие от двойного воздушного пузыря, образуют единый ствол перед сообщением с левым предсердием.

За исключением некоторых сомнительных деталей, которые требуют дальнейшего изучения, венозная система *Лепидосирена*[372], по-видимому, напоминает систему *протоптеруса*.

Сердце.Сердце расположено более кпереди, чем у других позвоночных, располагаясь непосредственно позади и под последней парой жаберных щелей и внутри брюшной части грудного пояса. Орган заключен в полость перикарда, которая у взрослого человека отделена от брюшной части целома поперечной перикардио-перитонеальной перегородкой, а у миноги (*Petromyzon*) частично заключена в хрящевую чашеобразную модификацию задней части жаберной корзинки. На стадии Ammocoetes у миноги перикард сообщается сзади с общим целомом, но у взрослой особи эта связь утрачена. У Elasmobranchs две полости соединены одним перикардио-перитонеальным каналом или двумя такими каналами; а у *химеры*, осетра (*Acipenser*) и *полиодона*- одним каналом.

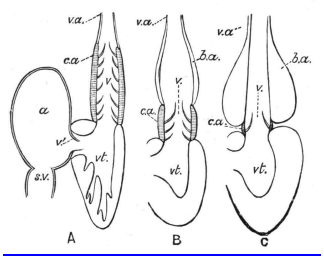


Рис. 193.- Схема строения сердца у разных рыб. **A** - в эластобранче; **B** - в *Амии*; и **C** - в костном мозге. *a* - Ушная раковина; *b.a* - луковица аорты; *c.a*- артериальный конус; *s.v*- венозный синус; *v* - полулунные клапаны; *v'* - ушно-желудочковый клапан; *v.a* - вентральная аорта; *vt*- желудочек. (От Боаса.)

Сердце состоит по меньшей мере из трех камер: венозного синуса, в который поступает венозная кровь из организма, ушной раковины и желудочка, к которым присоединяется артериальный конус в Эласмобранхах, некоторых телеостомах (Crossopterygii, Chondrostei и Holostei) и в Нижней челюсти. Через эти камеры сердца кровь выталкивается в указанном порядке. У Дипнои ушная раковина разделена более или менее полной межаурикулярной перегородкой на правое и левое ушные раковины,[373] первое получает венозную кровь из венозного синуса, а второе - аэрированную кровь из похожего на легкое воздушного пузыря.

Венозный синус и ушная раковина имеют очень тонкие стенки; стенки желудочка, напротив, очень толстые и в значительной степени состоят из губчатой сети мышечных пучков, которая обычно значительно сужает полость желудочка. Мембранозные клапаны, синусоурикулярный и ушно-желудочковый клапаны, развиваются на стыках венозного синуса с ушной раковиной и ушной раковины с желудочком соответственно. Артериальный

конус является мышечным и способным к сокращению и расположен между желудочком и корнем брюшной аорты. Внутри конус снабжен несколькими поперечными рядами карманных или полулунных клапанов. У костистых костей конус немышечный и рудиментарный, и имеет всего один ряд клапанов, соответствующий самому переднему из множества рядов клапанов в эластобранхах. У этих рыб рудиментарный конус сменяется несжимающимся луковичным расширением корня брюшной аорты, или bulbus aortae. Только в одном Телеосте, а именно. *Albula*, одна из Albulidae, представляет собой рудиментарный мышечный конус и в то же время снабжена двумя рядами клапанов.[374] У Cyclostomata есть луковица с одним рядом из двух клапанов, но нет настоящего конуса.

У двукрылых (например, у *protopteruca*) сердце, как и остальная сосудистая система, демонстрирует определенное интересное сходство с сердцем амфибии. В дополнение к более или менее полной межаурикулярной перегородке, разделяющей правое и левое предсердия, имеется срединный продольный гребень, частично мышечный и частично волокнистый, который неполностью разделяет полость желудочка. Спирально закрученный артериальный конус снабжен несколькими поперечными рядами клапанов, некоторые из которых срастаются в продольном направлении, образуя сплошную перегородку, разделяющую полость конуса на два отдельных боковых канала: с этой перегородкой срастается другая перегородка, которая отсекает истоки двух пар передних жаберных артерий от остальных афферентных. Формирование этих перегородок имеет физиологический эффект разделения ряда полостей сердца на два параллельных канала, из которых один берет начало позади венозного синуса и передает венозную кровь к задним афферентным жаберным сосудам; в то время как другой, начинающийся в левом предсердии, доставляет артериальную кровь к первым двум парам афферентных жаберных артерий.[375] У *Neoceratodus*, однако, продольная перегородка в конусе является неполной, и, следовательно, кровь, которая направляется в передние афферентные сосуды, смешана.[376]

Артериальная система.Вентральная аорта — это срединная артерия, расположенная под дном глотки и берущая свое начало сзади либо непосредственно от желудочка, либо от артериального конуса.

У Cyclostomata[377] (например, *Petromyzon*) брюшная аорта (рис. 194) продолжается вперед от сердца как единый сосуд до четвертой пары жаберных мешков, где она разделяется на правую и левую ветви, которые простираются до передних стенок первой пары жаберных мешков. Восемь пар афферентных жаберных артерий отходят от брюшной аорты и двух ее ветвей, из которых первая и последняя снабжают передние стенки первой пары мешочков и задние стенки последней пары соответственно. Каждый из оставшихся афферентных сосудов проходит в межбрюшную перегородку и снабжает жаберные пластинки задней стенки одного мешка и жаберные пластинки передней стенки следующего мешка позади. Соответствующие эфферентные жаберные сосуды имеют аналогичное распределение и соединяются дорсально, образуя срединную дорсальную аорту. Под основанием черепа последний сосуд делится на две ветви, которые, получив первую пару эфферентных жаберных сосудов, расходятся вперед, но впоследствии сходятся и объединяются, образуя "головное кольцо", как у костистых костей. От головного круга отходят с каждой стороны (1) "внутренняя сонная" артерия для головного мозга и глаза; (2) "внешняя сонная артерия" для боковой и вентральной стенок головы; и (3) большая вентральная ветвь, которая снабжает языковой аппарат; в то время как от брюшной части дорсальной аорты отходят, сначала, целиально-брыжеечная артерия для печени и пищеварительного тракта, а затем

ответвления для миотомов, почек и гонад. Терминальная часть аорты затем переходит в хвост и образует хвостовую артерию.

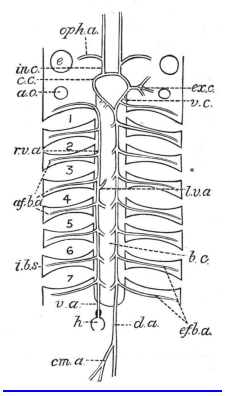


Рис. 194.—Жаберная артериальная система миноги (*Petromyzon fluviatilis*). Вентральная аорта и афферентные жаберные артерии видны с левой стороны, а эфферентная жаберная и дорсальная аорты - справа (схема). *af.b.a.*, *ef.b.a*, Афферентные и эфферентные жаберные артерии; *a.o*, орган слуха; *b.c.*, жаберный канал; *c.c.*, головной круг; *см.а*, целиально-брыжеечная артерия ; *d.a*, дорсальная аорта; *e*, глаз; *напр.с*, "наружная сонная артерия"; *h*, сердце; *внутрижелудочная артерия*, межбрюшная перегородка; *в.с.*, внутренняя сонная артерия; *oph.a*, глазная артерия; *r.v.a*, *l.v.a*, правая и левая вентральные аорты; *v.a*, срединная вентральная аорта; *vc*, "вентральная сонная артерия"; 1-7, жаберные мешки. (Изменено по Фогту и Юнгу.)

У Elasmobranchs[378] (например, *Mustelus antarcticus*) неразделенная вентральная аорта дает пять пар афферентных жаберных артерий, которые с каждой стороны последовательно поднимаются по внешним выпуклым сторонам подъязычной кости и первым четырем жаберным дугам (рис. 195).

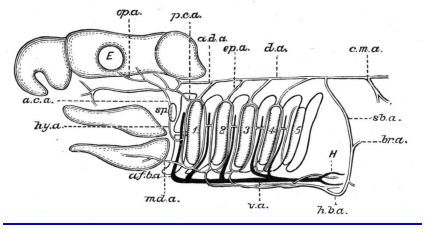


Рис. 195.—Жаберная артериальная система *Mustelus antarcticus*. Вид сбоку слева. Вентральная аорта и афферентные жаберные сосуды окрашены в сплошной черный цвет, эфферентные артерии и их ветви имеют двойные контуры. Жаберные щели имеют бахромчатые границы, обозначающие их полубранхи, а дуги имеют простые очертания. *a.c.a*, передняя сонная артерия; *a.d.a*, передняя дорсальная аорта; *af.b.a*, афферентная жаберная артерия; *br.a*, плечевая артерия; *c.m.a*, целиально-брыжеечная артерия; *d.a*, дорсальная аорта; *E*, глаз; *ep.a*, надбранная артерия; *H*, сердце; *h.b.a*, гипобранхиальная артерия; *hy.a*, афферентная псевдобранхиальная или подъязычная артерия; *md.a*, нижнечелюстная артерия; *op.a*, глазная артерия; *p.c.a*, задняя сонная артерия; *sb.a*, подключичная; *sp*, дыхало; *v.a*, брюшная аорта; 1-5, подъязычная и четыре последующие жаберные щели. Гипобранхиальная артерия видна непосредственно под брюшной аортой. (По Т. Джеффри Паркеру, схема.)

Первая или самая передняя из этих артерий снабжает подъязычную гемибранхию, в то время как последующие четыре снабжают голобранхии четырех жаберных дуг. Кровь собирается из капилляров жаберных пластинок серией эфферентных жаберных сосудов, по паре для двух полубранчей каждой жаберной дуги и по одному сосуду для подъязычного полубранша, которые соединяются друг с другом несколько своеобразным образом. Выводящие артерии из передней и задней полубраншеек каждой жаберной расщелины соединяются выше и ниже каждой расщелины таким образом, что образуют серию полных сосудистых петель вокруг подъязычной щели и трех последующих жаберных щелей, которые соединены короткими продольными стволами в каждой дуге, а также продольным комиссуральным сосудом между их вентральными оконечностями. Поскольку пятая дуга лишена жабр, вокруг пятой расщелины нет полной петли, кровь, собранная выводящим сосудом заднего полужаберного отростка четвертой дуги, переносится в соответствующий сосуд переднего полужаберного отростка той же дуги по одному из упомянутых выше коротких продольных сосудов. Дорсально каждая артериальная петля продолжается надбранной артерией; и в результате дорсального соединения четырех надбранных артерий с двух сторон образуется дорсальная аорта. Можно отметить, что передний выводящий сосуд каждой дуги, который обычно больше заднего, следует рассматривать как первичную выводящую артерию соответствующей голобранки и, как таковой, непосредственно продолжается с надбранхиальной артерией, причем задняя выводящая артерия является вторичным сосудом, который открывается не в первичный ствол своей собственной жаберной дуги, а в ствол последующей дуги.[379] Основные артерии, снабжающие различные части головы кровью, происходят от первого выводного ствола. жаберный сосуд. От вентрального конца этой артерии отходит нижнечелюстная артерия, которая подразделяется на ветви для мышц нижней челюсти, а также на питательные сосуды для подъязычной гемибранши. Примерно на середине своей длины та же артерия отходит от афферентной псевдобранхиальной или подъязычной артерии к дыхательной или нижнечелюстной псевдобранхе. Из последнего органа кровь собирается передней сонной артерией, которая после отхождения офтальмологической ветви к глазу перфорирует стенку орбиты и попадает в полость черепа, где к ней присоединяется анастомотический ствол от задней сонной артерии противоположной стороны; наконец, передняя сонная артерия делится на переднюю и заднюю мозговые артерии для головного мозга. Третьей и последней из головных артерий является задняя сонная артерия; эта артерия берет начало от дорсального конца первого эфферентного жаберного сосуда и, входя в орбиту, отходит от ранее упомянутого ствола анастомоза. Последний сосуд входит в полость черепа и, пересекая свой собрат, присоединяется к передней сонной артерии противоположной стороны, как описано выше. Затем основной ствол продолжается вперед по орбите, и его различные ветви в конечном итоге снабжают глазные мышцы, приводящую мышцу нижней челюсти и некоторые другие части головы.

Следует отметить, что срединная дорсальная аорта продолжается вперед перед первой парой надбранхиальных артерий в виде тонкого срединного сосуда (*a.d.a*), который в конечном итоге разделяется на две ветви, каждая из которых соединяется с задней сонной артерией со своей стороны.

Замечательная система артерий для снабжения питательной кровью жабр и сердца возникла следующим образом. С каждой стороны продольный комиссуральный сосуд,

соединяющий вентральные концы артериальных петель, окружающих различные жаберные щели, дает начало ряду пар коротких поперечных сосудов, и при их соединении они объединяются, образуя срединную продольную гипобранхиальную артерию, которая лежит под брюшной аортой. От подъязычной артерии отходят коронарные артерии для сердца; и от той же артерии или от ее латеральных соединений с продольной комиссуральной артерией, а в случае подъязычной гемибранши - от нижнечелюстной артерии отходят различные питательные сосуды для жабр.

Артерии для туловища, а также для грудных и тазовых конечностей последовательно отходят от дорсальной аорты. Первой из серии является подключичная артерия, которая берет свое начало от аорты недалеко от дорсальных оконечностей четвертой пары эпибранхиальных артерий. Каждая подключичная артерия отходит от плечевой артерии к грудному плавнику, а затем продолжается вперед в виде боковой гипобранхиальной артерии, которая, вместе со своим собратом на противоположной стороне, в конечном итоге становится непрерывной с задним концом срединной гипобранхиальной артерии. Позади подключичной артерии находится срединная целиаконо-брыжеечная артерия, различные ветви которой распределяются по печени, желудку и кишечнику. Селезеночно-желудочная артерия снабжает поджелудочную железу и селезенку, а также отправляет ответвления в желудок. Кроме того, существуют также артерии для гонад, многочисленные сегментарные артерии для миотомов и почечные артерии для почек. Наконец, аорта отходит от пары подвздошных артерий для тазовых плавников, а затем входит в кровеносный канал в качестве хвостовой артерии.

Наиболее важные различия в артериальной системе голоцефалов и телеостоми относятся к (1) отсутствию задней выводящей жаберной артерии в каждой жаберной дуге; (2) модификациям, зависящим от состояния дыхательных и подъязычных полубраншей, а также от способа происхождения и хода их афферентных и эфферентных сосудов; и (3) источнику, из которого воздушный пузырь черпает кровь при наличии этого органа.

(1) Жаберная артериальная система несколько более примитивна, чем у большинства эласмобранксов.[380] Вокруг жаберных щелей нет полных сосудистых петель, и кровь из двух полужаберных ветвей каждой жаберной дуги поступает в дорсальную аорту по единственному выводящему сосуду, который соответствует более переднему из двух у *Mustelus antarcticus*.[381]

(2) У *Callorhynchus*[382] среди голоцефалов, у которых дыхало отсутствует, но подъязычная гемибранха все еще является настоящей жаброй, последний орган снабжается венозной кровью по ответвлению от брюшной аорты, соответствующий выводящий сосуд присоединяется к спинной аорте (рис. 196). При отсутствии дыхательной псевдоответвления переднюю сонную артерию можно рассматривать как непрерывную с подъязычной артерией,[383] и как берущую свое начало непосредственно от выводящей артерии подъязычной гемибранчи (рис. 196). В своем начале передняя сонная артерия анастомозирует с нижнечелюстной артерией.

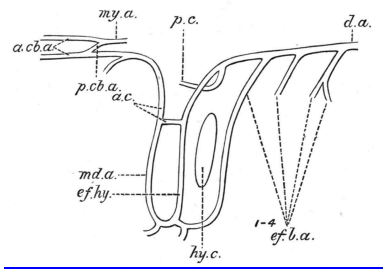


Рис. 196.—Часть выводящей жаберной системы *Callorhynchus*. *a.c.*, передняя сонная артерия; *a.c.a*, передние мозговые артерии; *d.a*, дорсальная аорта; *ef.b.a*, 1-4, выводящие жаберные артерии; *ef.hy*, выводная артерия из подъязычной гемибранши; *hy.c*, подъязычная щель; *md.a*, нижнечелюстная артерия; *my.a*, миелональная артерия; *p.c.*, задняя сонная артерия; *p.c.a*, задняя мозговая артерия. (От Т. Джеффри Паркера.)

Осетровые больше похожи на эласмобранчей. Подъязычная жабра снабжается афферентной жаберной артерией от брюшной аорты, а ее эфферентный сосуд присоединяется к соответствующему стволу от голобранки первой жаберной дуги. Подъязычная артерия снабжает дыхательный псевдоотросток, выводящий сосуд которого обеспечивает кровоснабжение мозга и глаза и, вероятно, представляет собой переднюю сонную артерию.

Lepidosteus[384] представляет собой исключительно интересный переход от Эласмобранча к костистости. Как указывалось в предыдущей главе, у этой Рыбы есть как подъязычные жабры, так и дыхальчатые псевдожабры (рис. 197 и 198). Подъязычная жабра снабжается афферентной артерией, идущей непосредственно от брюшной аорты, но собственный выводящий сосуд жабры, который примитивно соединялся с дорсальной аортой, подавлен, и кровь собирается в сосуд, который, подобно подъязычной артерии у эласмобранчей, становится афферентной артерией дыхательной псевдобранки. Последняя артерия, однако, соединяется со второй подъязычной артерией, происходящей от выводящего жаберного сосуда первой жаберной дуги, и представляет собой артерию, называемую у костистых костей "подъязычной". Выводящий сосуд из дыхательной псевдоответвления присоединяется к внутренней ветви сонной артерии, а затем распределяет ее кровь как к глазу, так и к головному мозгу.

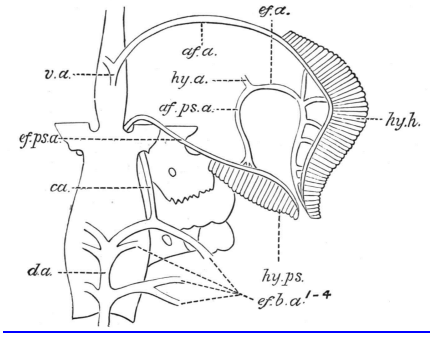


Рис. 197.—Кровеносные сосуды дыхательной псевдоотростки и подъязычной жабры у *чешуекрылых*. *af.a*, *ef.a*, афферентные и эфферентные сосуды подъязычной жабры; *af.ps.a*, *ef.ps.a*, афферентные и эфферентные сосуды дыхательной псевдоотростки; *ca*, сонная артерия (задняя); *d.a*, дорсальная аорта; *ef.b.a*$^{1-4}$, выводящие жаберные сосуды; *hy.a*, подъязычная артерия; *hy.h*, подъязычная жабра; *hy.ps*, дыхальцевая псевдоотросток; *v.a*, вентральная аорта. (From F. W. Müller, after Johannes Müller.)

У костистых, как уже упоминалось в предыдущей главе, вероятно, что подъязычная полураспираль подавлена, так называемая подъязычная псевдораспираль является дыхальчатой псевдораспиралью. Последний теперь снабжается "подъязычной" артерией, которая берет свое начало от вентрального конца выводящей жаберной артерии первой жаберной дуги, соответствующий выводящий ствол образует глазную артерию и проходит к сосудистой оболочке глаза (рис. 199). Как собственно афферентная, так и эфферентная артерии подъязычной гемибранши либо исчезают, либо, как у трески (*Gadus morrhua*), эфферентная артерия может быть представлена с каждой стороны анастомозом между подъязычной артерией и головным кругом. Следовательно, "подъязычная" артерия костистых костей соответствует той, которая имеет аналогичное происхождение у *лепидостеи*.

Краткое описание оставшихся эфферентных жаберных артерий и их производных у трески (*Gadus morrhua*) проиллюстрирует состояние этих структур у хорошо известного костистого животного.

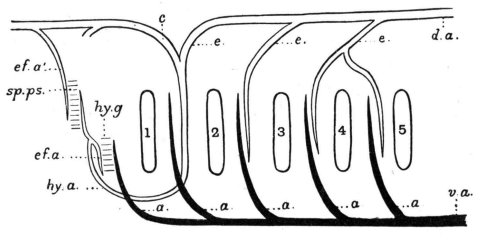


Рис. 198.— Жаберное кровообращение у *лепидостеи* (диаграмма). *a*, *a*, афферентные жаберные артерии; *c*, сонная артерия; *d.a*, дорсальная аорта; *e*, *e*, эфферентные жаберные артерии; *ef.a*, эфферентный сосуд подъязычной жабры, который после соединения с подъязычной артерией становится афферентным сосудом дыхательной псевдоотростки; *ef.a'*, эфферентный сосуд дыхательной дыхательная псевдоотросток; *hy.a*, подъязычная артерия; *hy.g*, подъязычная жабра; *sp.ps*, дыхальцевая псевдобранхия; *v.a*, брюшная аорта; 1-5, подъязычно-бранхиальная и последующие жаберные щели. (В честь Ф. В. Мюллера и Рамзи Райта.)

У этой рыбы выводящие жаберные сосуды открываются дорсально в правую и левую надбровные артерии,[385] которые соединяются сзади, образуя срединную дорсальную аорту (рис. 199). Спереди парные надбровные артерии тянутся к основанию черепа как так называемые "сонные" артерии. Две сонные артерии входят в полость черепа и там соединяются по срединной линии, как у Циклостом. Соединением этих артерий спереди и правой и левой надбровных артерий сзади завершается характерный "головной круг" костистых костей.[386] От передней части головного круга отходят две внутренние сонные артерии[387] для головного мозга, а также пара орбито-носовых артерий для глазных мышц и носовых мешочков, в то время как более кзади наружная сонная артерия берет начало от каждой надбровной артерии. .

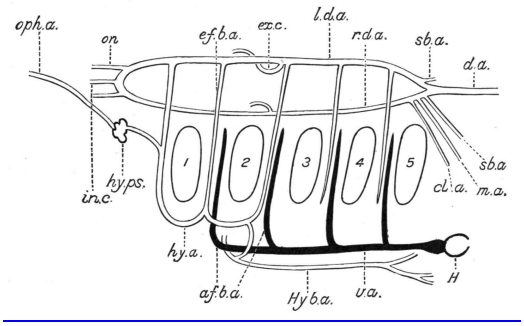


Рис. 199.—Жаберная артериальная система трески (*Gadus morrhua*). Вид сбоку. *af.b.a*, Первая афферентная жаберная артерия; *кл.а*, целиакальная артерия; *d.a*, срединная дорсальная аорта; *ef.b.a*, первая эфферентная жаберная артерия; *ex.c.*, наружная сонная артерия; *H*, сердце; *hy.a*, подъязычная артерия; *Hy.b.a*, гипобранхиальная артерия для сердца и органов малого таза плавники; *hy.ps*, дыхательная псевдобранхиальная артерия; *в.с*, внутренняя сонная артерия;[387] *l.d.a*, левая надбровная артерия; *m.a*, брыжеечная артерия; *on*, орбито-носовая артерия; *oph.a*, глазная артерия; *r.d.a*, правая надбровная артерия; *sb.a*, подключичная артерия; *v.a*, брюшная аорта; 1-5 подъязычных и последующих за ними жаберных щелей. (Переделано из Т. Джеффри Паркера.)

(3) У большинства костистых воздушный пузырь снабжается кровью ветвями целиакальной артерии с добавлением небольших ветвей, отходящих непосредственно от дорсальной аорты. *Polypterus* и *Amia*[388], однако, являются исключительными, поскольку артерии для воздушного пузыря происходят от последней или четвертой пары выводящих жаберных сосудов, и в этом отношении, но не в месте назначения соответствующих вен, два рода демонстрируют значительное сходство с Dipnoi.

У Дипнои вентральная аорта настолько короткая, что ответвления жаберных артерий отходят почти непосредственно от артериального конуса, а их корни находятся в тесном соприкосновении друг с другом (рис. 200).

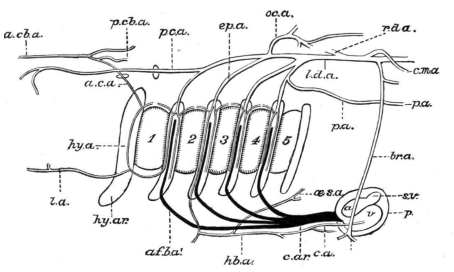


Рис. 200.—Жаберная артериальная система *неоцератода*. Вид сбоку. Артериальный конус и афферентные жаберные сосуды выделены сплошным черным цветом, эфферентные сосуды и их производные имеют двойные контуры. *a*, Ушная раковина; *a.c.a*, передняя сонная артерия; *a.cb.a*, передняя мозговая артерия; *af.b.a'*, первая афферентная жаберная артерия; *br.a*, плечевая артерия; *c.a*, коронарная артерия; *c.ar*, артериальный конус; *c.m.a*, целиакально-брыжеечная артерия; *ep.a*, надбранная артерия; *hb.a*, гипобранхиальная артерия; *hy.a*, подъязычная артерия; *hy.ar*, подъязычная дуга; *l.a*, язычная; *l.d.a*, *r.d.a*, левая и правая дорсальные аорты; *oc.a*, затылочная артерия; *oes.a*, пищеводная артерия; *p*, перикард; *p.a*, легочная артерия; *p.c.a*, задняя сонная артерия; *p.c.a* , задняя мозговая артерия; *s.v*, венозный синус; *v*, желудочек; 1, подъязычно-жаберная щель; 2-5, жаберные щели. (В честь Болдуина Спенсера, схематично.)

У *Neoceratodus* (рис. 200),[389] от каждой жаберной жаберной дуги отходят два выводных сосуда, которые соединяются вверху, образуя наджаберную артерию, и путем последовательного объединения четырех наджаберных артерий с каждой стороны образуется короткий общий ствол. Кзади два ствола соединяются, образуя срединную дорсальную аорту. Непосредственно над жаберными щелями каждый выводящий сосуд отходит от ответвления, которое, проходя либо вперед, либо назад, соединяется с соответствующей ветвью выводящего сосуда спереди или сзади, в зависимости от обстоятельств. Подъязычная артерия берет начало от вентрального конца передней выводящей артерии первой жаберной дуги и, после выхода из язычной артерии, поднимается по подъязычной дуге и снабжает подъязычную псевдобранку. Выводящий сосуд псевдобранча (*он же*) или передняя сонная артерия, в конечном итоге входит в полость черепа и подразделяется на переднюю и заднюю мозговые артерии для головного мозга, также отходя от ответвления, которое соединяется со своим собратом на противоположной стороне непосредственно за воронкой. Задняя сонная артерия отходит от эпибранхиальной части первой жаберной дуги и делится на небную, орбитальную и глазничную ветви; а от вентрального конца переднего выводящего сосуда второй жаберной дуги отходит гипобранхиальная артерия для сердца и перикарда. Легочные артерии для похожего на легкое воздушного пузыря берут начало от четвертой пары эпибранхиальных артерий.

Как и во многих других деталях его анатомии, *неоцератодус* демонстрирует в своей артериальной системе многочисленные свидетельства широко распространенного родства с группой, к которой он принадлежит. В своей жаберной артериальной системе *неоцератодус* представляет собой исключительное сочетание признаков, которые по отдельности характерны для амфибий и эласмобранксов. Особые черты амфибий можно отметить в происхождении афферентных жаберных артерий почти одновременно от переднего конца артериального конуса; в способе соединения эпибранхиальных артерий с образованием дорсальной аорты; в происхождении язычной артерии от выводящего сосуда первой жаберной дуги; и в происхождении легочной артерии по обе стороны от четвертой наджелудочковой артерии. Сходство с эласмобранхиями проявляется в наличии двух выводящих жаберных сосудов в каждой жаберной дуге, хотя взаимоотношения этих артерий более примитивны, чем у большинства взрослых эласмобранхий, поскольку два выводящих сосуда *одной и той же* дуги соединяются, образуя надбранхиальную артерию; а также в происхождении и распределении передней и задней сонных артерий. Наконец, можно упомянуть тот факт, что *Neoceratodus* согласуется не только с амфибиями, но и с теми обобщенными телеостоми, *полиптерусами* и *амиями*, по способу происхождения крупных артерий, ведущих к воздушному пузырю.

Из двух оставшихся двукрылых артериальная система *Protopterus*[390] лучше известна, чем у *лепидосирена*, но в обоих случаях необходимы дальнейшие исследования, прежде чем можно будет провести удовлетворительное сравнение с *Neoceratodus* и другими позвоночными. Очевидно, тем не менее, что оба рода отличаются от *Neoceratodus* тем, что они более приближены к амфибиям, чем к низшим рыбам, в том, что касается жаберной части артериальной системы.

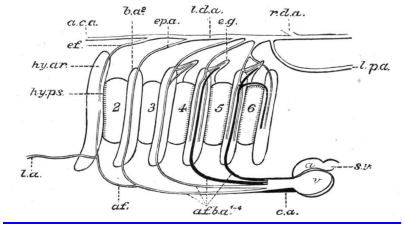


Рис. 201.—Жаберная артериальная система *протоптеруса* (схема). *a*, ушная раковина; *a.c.a*, сонная артерия; *af.b.a.*¹⁻⁴, афферентные жаберные артерии; *af*, *ef*, афферентные и выводящие сосуды подъязычной псевдобранки; *b.a.*², вторая жаберная дуга, рудиментарная первая дуга опущена; *c.a.*, артериальный конус; *например*,, наружная или кожная жабра; *ep.a*, надбранная артерия; *hy.ar*, подъязычная дуга; *hy.ps*, подъязычная псевдоотросток; *l.a*, язычная артерия; *l.d.a* и *r.d.a*, правая и левая дорсальные аорты; *l.p.a*, левая легочная артерия; *s.v*, синусоидальная вена; *v*, желудочек; 2-6, вторая жаберная и последующие расщелины, подъязычно-жаберная щель закрыта. Рудиментарная первая жаберная дуга не показана. Эпибранхиальные артерии соединяются, образуя правую или левую дорсальную аорту, в одной точке, а не последовательно, как на рисунке. (Переделано из Ньютона Паркера.)

По своему происхождению от конуса четыре афферентные жаберные артерии *Protopterus* напоминают жаберные артерии*Neoceratodus*, но их отношение к жаберным расщелинам несколько иное (рис. 201). Первая, или подъязычная щель, закрыта, и первый афферентный сосуд лежит между второй и третьей расщелинами и, следовательно, находится по отношению ко второй жаберной дуге. Остальные афферентные артерии расположены между последующими расщелинами и связаны с соответствующими дугами. Поскольку вторая и третья дуги, как и рудиментарная первая дуга, не имеют жаберных пластинок, их афферентные артерии непосредственно соединяются с соответствующими эфферентными сосудами, как у костистых костей, у которых некоторые дуги лишены жабр, а также на стадии головастика у бесхвостых амфибий, когда внутренние жабры начинают дегенерировать; и они, по-видимому, передают артериальную кровь непосредственно в спинную аорту.[391] Третья и четвертая афферентные артерии, напротив, снабжают венозной кровью два полужаберных отростка. которые несут каждая из двух соответствующих дуг, а именно: четвертая и пятая, и от каждой пары полубранхей кровь собирается в два выводящих сосуда, которые соединяются дорсально , образуя надбранхиальную артерию. От дорсального конца четвертой афферентной артерии берет начало возвратная ветвь, которая огибает верхний край шестой расщелины и снабжает жаберные пластинки на заднем крае этой расщелины, что подтверждает мнение о том, что эти пластинки являются "эмигрантами" от переднего края расщелины; выводящий сосуд от "эмигрантских" пластинок соединяется с четвертой надбранхиальной артерией. Кровоснабжение наружных, или кожных, жабр осуществляется от дорсальных концов второй, третьей и четвертой афферентных артерий, в то время как эфферентные сосуды от этих органов соединяются с соответствующими эпибранхиальными артериями; в этом отношении существует близкое сходство между *протоптерусом* и теми личинками земноводных, которые обладают похожими кожными жабрами. Все четыре надбранхиальные артерии соединяются примерно

в одной точке, образуя короткий общий ствол, правую или левую спинную аорту, которая впоследствии соединяется со своей коллегой, образуя срединную спинную аорту.

Существует так называемая "подъязычная" артерия, которая, однако, берет свое начало не от переднего эфферентного жаберного сосуда, как у *Neoceratodus*, а от первой *афферентной* жаберной артерии. После отхождения подчелюстной или язычной артерии "подъязычная" артерия (*af*) становится афферентным сосудом для "жаберной жабры" или "подъязычной псевдобранки",[392] и снабжает последнюю артериальной кровью. Выводящий сосуд (*ef*) от псевдобранхиальной артерии соединяется с четырьмя эпибранхиальными артериями, образуя правую или левую дорсальную аорту. "Сонная" артерия возникает из выводящего сосуда "подъязычной псевдобранки", а легочная артерия берет начало от корня дорсальной аорты с ее стороны, а не от четвертой надбранхиальной артерии, как у *Neoceratodus*.

Кровь.—Кровь состоит из питательной жидкой плазмы, в которой плавают красные тельца и лейкоциты. У циклостомат (например, у *петромизона*) эритроциты круглые, но у *миксина* они имеют обычную овальную форму. У рыб красные тельца почти всегда плоские, овальные, двояковыпуклые и с ядрами, и своим цветом они обязаны присутствию характерного поглощающего кислород железосодержащего пигмента - гемоглобина. Они необычайно велики у дипноев и превосходят по размерам только некоторых уроделевых земноводных. Лейкоциты гораздо менее многочисленны, чем красные тельца, хотя их относительные пропорции очень различны, даже у одного и того же вида в разных условиях. Они, по-видимому, более многочисленны у двукрылых (например, у *протоптерусов*), чем у любых других позвоночных, за исключением патологических состояний.[393]

Лимфатическая система.В дополнение к кровеносным сосудам, Рыбы обладают лимфатической системой, состоящей из более мелких сосудов, лимфатических капилляров или лимфатических пространств, распределенных в соединительной ткани различных частей тела, и при их соединении в конечном итоге образуются более крупные лимфатические сосуды или синусы, которые сообщаются с определенными главными венами, в целом образуя серию каналов для сбора плазмы крови, которая выделяется из кровеносных капилляров для питания тканей и для ее доставки в общую венозную систему. Жидкость в лимфатических сосудах, или лимфа, состоит из разбавленной плазмы крови, содержащей лейкоциты, но лишенной красных кровяных телец. В тех местах, где более крупные лимфатические сосуды впадают в вены, могут развиться лимфатические сердца. У угря (*Anguilla vulgaris*) в хвосте есть лимфатическое сердце, которое сообщается клапанным отверстием с меньшей из двух хвостовых вен и своими ритмичными пульсациями продвигает лимфу в вену. В *силуре* имеются два хвостовых лимфатических сердца. За исключением лимфоидной ткани, которая в изобилии присутствует в определенных частях тела, рыбы, по-видимому, лишены особых "лимфатических желез" высших позвоночных.

Протоки, или кровеносные железы.—Все важные кровеносные железы других позвоночных имеют своих представителей у рыб. Ничего определенно не известно о функции этих органов у Рыб, но из общего структурного сходства, которое они представляют со своими эквивалентами у высших позвоночных, возможно, не лишено оснований заключить, что они схожи по функциям. Если это так, то кровеносные железы рыб являются органами образования лейкоцитов и фагоцитоза, включающими разрушение и удаление истощенных красных кровяных телец; кроме того, они также могут быть

связаны с определенными неясными химическими изменениями в составе крови, которые имеют важное отношение к общему или местному питанию.

Селезенка.Этот лимфоидный орган является самой крупной из всех кровеносных желез и в форме компактного или более или менее дольчатого тела присутствует у всех рыб и, возможно, у циклостомов. По своему положению селезенка обычно находится в непосредственной близости от желудка, к которому она прикреплена посредством расширения вокруг нее брюшной оболочки этого органа. Так, у рыбы-дога (*Scyllium*) селезенка представляет собой большой красноватый орган, прикрепленный к выпуклости **U**-образного желудка, и, кроме того, отправляет длинную узкую долю между дистальным отделением и клапанной частью кишечника (рис. 153, *spl*). У осетровых (*Acipenser*) этот орган также крупный, но прикреплен к левой стороне начала кишечника. У трески (*Gadus*) среди костистых селезенка сильно удлинена и расположена на спинной стороне желудка. У двукрылых (например, у *protopteruca*)[394] орган, вероятно, представлен большой компактной лимфоидной массой, тесно связанной со спинной и боковыми стенками желудка (рис. 154, A, *s*).

Щитовидная железа.—Этот орган[395] обычно возникает в виде небольшого срединного выпячивания гипобластического эпителия вентральной стенки глотки, в области второй висцеральной дуги. Позже он отделяется от места происхождения и превращается в твердое сферическое тело. В конечном итоге составляющие клетки образуют ограничивающий эпителий серии фолликулов или везикул, встроенных в матрикс из соединительной ткани и кровеносных сосудов, и достигается характерная для взрослого человека структура.

Среди Cyclostomata у молодой миноги (*Petromyzon fluviatilis*) эвагинация относительно велика, как и отверстие, сообщающееся с глоткой (рис. 202, *th*).[396] Отверстие вскоре уменьшается до простой поры и, наконец, исчезает. На личиночной стадии, или стадии Ammocoetes, орган состоит из средней реснитчатой части, сообщающейся с парой расположенных по бокам железистых мешочков, но у взрослой особи он намного меньше и приобретает обычную фолликулярную структуру. У взрослых эласмобранксов щитовидная железа представлена умеренно крупным компактным органом, расположенным вблизи переднего конца брюшной аорты. У Телеостоми орган может быть парным или, как у Окуня (*Perca*), более диффузным, состоящим из масс красноватых долек, лежащих под аортой, а также разбросанных на различное расстояние по ходу афферентных жаберных артерий.

У двуполых (например, у *protopteruca*)[397] щитовидная железа небольшая, состоящая из двух боковых долей, соединенных суженной срединной частью, и расположена под эпителием языка, непосредственно над подъязычным симфизом. Аналогичная структура была описана Бишоффом[398] у *Лепидосирена*и рассматривалась им как слюнная железа.

Как и у рептилий, птиц и млекопитающих, парные или дополнительные органы щитовидной железы ("органы над перикардом")[399] присутствуют у многих рыб и, по-видимому, сходны по структуре со средней щитовидной железой. У эласмобранхий эти тельца возникают в виде пары выростов из эпителия глотки за последней парой жаберных дуг (рис. 202, Б, *a.th*). Впоследствии они отделяются от глотки и у взрослого человека располагаются на дорсальной стороне перикарда, удаленной от средней щитовидной железы.

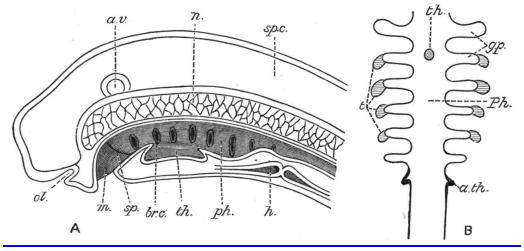


Рис. 202.—**A**, вертикальный разрез только что вылупившейся личинки *Petromyzon*. *a.v*, слуховой пузырь; *br.c*, жаберная щель; *h*, сердце; *m*, рот; *n*, хорда; *ol*, обонятельная ямка; *ph*, глотка; *sp*, перегородка между устьем и брыжейкой; *sp.c*, спинной мозг; *th*, разрастание щитовидной железы со дна глотки. (Из Гегенбаура, в честь Кальберлы.) **B**, диаграмма, иллюстрирующая развитие щитовидной железы, тимуса и дополнительных щитовидных желез и их связь с жаберными расщелинами. *a.th*, Добавочные щитовидные железы; *g.p*, жаберные мешки; *Ph*, глотка; *t*, тимус; *th*, средняя щитовидная железа. (Из Хертвига, в честь де Мерона.)

Согласно Дорну, срединную щитовидную железу следует рассматривать как рудимент жаберной щели, которая изначально существовала между подъязычно-нижнечелюстным хрящом и подъязычной дугой. Однако этот вывод, по-видимому, менее согласуется с фактами развития, чем точка зрения[400] о том, что орган произошел от характерной гипобранхиальной бороздки или "эндостиля" асцидий и Amphioxus, которая претерпела изменение функции с канавки для транспортировки слизи на кровеносную железу. С другой стороны, способ происхождения парных щитовидных желез, безусловно, подтверждает предположение о том, что они представляют собой заднюю пару рудиментарных жаберных щелей, точка зрения, которая находит некоторое подтверждение в том факте, что у *Notidanus*, где присутствуют дополнительные жаберные дуги и щели, парные щитовидные железы отсутствуют.

Вилочковая железа.—У эмбриона Эласмобранч и костистая железа[401] вилочковая железа имеет множественное происхождение, являясь производным от ряда различных эпителиальных утолщений, одно из которых развито на спинном конце каждой из жаберных щелей, за исключением дыхальца. Впоследствии эти зачатки отделяются от поверхности эпителия и погружаются внутрь, в конечном итоге сливаясь вместе с каждой стороны, образуя единую независимую структуру. Позже образовавшаяся таким образом эпителиальная масса прорастает соединительной тканью и лейкоцитами, которые образуют лимфатические фолликулы, и тимус постепенно приобретает структуру лимфоидного органа. Исходя из способа развития, было высказано предположение, что тимус обязан своей эволюцией метаморфозу и врастанию жаберных нитей,[402] но также следует отметить, что каждый эмбриональный зародыш органа очень напоминает, как по положению, так и по происхождению, один из развивающихся жаберных язычков Amphioxus.[403] Обилие лейкоцитов, которые он содержит, также натолкнуло на дальнейшее предположение, что происхождение тимуса может быть связано с необходимостью обеспечения фагоцитарной защиты органа. самих жабр от разрушительного воздействия вредных микроорганизмов, спор грибов и т.д., А также для помощи в удалении тех частей жабр, которые могли быть повреждены.[404]

Вилочковая железа, вероятно, присутствует у всех рыб, если не у взрослой особи, то, по крайней мере, у эмбриона, но всегда относительно небольшого размера. У эласмобранксов орган расположен с каждой стороны над жаберными дугами и под дорсальной

мускулатурой; а у телеостоми - на дорсальном конце последней жаберной дуги, в непосредственной близости от слизистой оболочки жаберной полости. В аналогичном положении у двуперстных (например, у *протоптеруса*)[405] с каждой стороны находятся две смежные доли лимфоидной ткани, которые, по-видимому, представляют тимус.

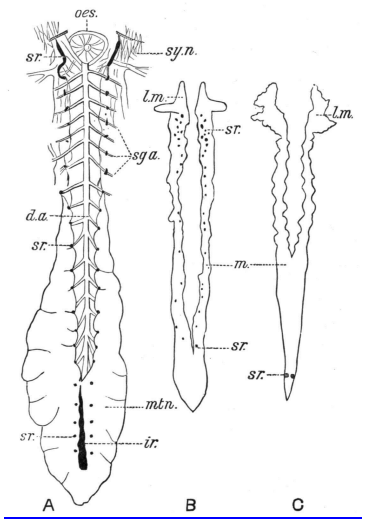


Рис. 203.— Надчечные и межчечные органы рыб. **A** - из *Scyllium catulus*; **B** - из *Acipenser sturio*; **C** - из *Pagellus centrodontus*. *d.a* - дорсальная аорта; *tr* - межпочечное тело; *l.m* - лимфоидная часть мезонефроса; *m* - мезонефрос; *mtn* - метанефрос; *oes* - пищевод; *sg.a* - сегментарные артерии; *sr* - надпочечные тела; *sy.n*- симпатические нервы. (От Суэйла Винсента.)

Надпочечные органы.Надпочечные органы — это органы с проблемной функцией, которые присутствуют у Cyclostomata и, вероятно, у всех рыб и расположены в непосредственной близости от почек.

У Cyclostomata (*Petromyzon*) эти органы представлены клеточными долями вдоль задних кардинальных вен, а также массами специфических клеток ("хромаффинных клеток") по бокам аорты и сегментарных артерий.[406] У эласмобранксов есть две различные структуры: парные надчерепные и межчерепные (рис. 203, А). Первые представляют собой ряд пар сегментарно расположенных телец, расположенных на последовательных парах сегментарных артерий, отходящих от дорсальной аорты. Два органа, образующие первую пару, намного крупнее любых других, и раньше их называли "подмышечными сердцами". Межпочечное обычно представляет собой тонкое удлиненное "охристо-желтое" тельце, от которого спереди может отделяться одна или две доли, и простирается на различное расстояние по срединной линии между двумя почками или несимметрично расположено на вентральной поверхности обеих почек.[407] Иногда (например, у *Райи*) межпочечные кольца парные, и в этом случае они наносятся на внутренний и задний края почек. У осетра (*Acipenser sturio*) "супрареналы" проявляются в виде многочисленных "охристо-желтых" телец, различающихся по размеру и распределению (рис. 203, Б). Некоторые из них видны на поверхности почек, в то время как другие рассеяны по всему их веществу, но в целом расположены более кпереди, чем в костистых костях. В последней группе "сверхразумов" обычно два (рис. 203, В), но их может быть целых пять или сокращено до одного. Они расположены либо на вентральной, либо на дорсальной поверхности почек, обычно вблизи их задних оконечностей, либо более или менее глубоко погружены в их вещество. Помимо этих телец, в стенках передних кардинальных вен имеются также хромаффинные клетки.[408]

Гистологически парные сегментарно расположенные тельца Elasmobranchs значительно отличаются по структуре от межпочечных телец, первые напоминают "мозговое вещество", в то время как межпочечные, а также так называемые надпочечники *Acipenser*, демонстрируют поразительное сходство с альвеолярным "кортикальным" веществом надпочечников млекопитающих.[409] У циклостомов кора, по-видимому, представлена долями клеток вдоль задних кардинальных вен, а мозговое вещество - "хромаффинными" клетками, в то время как у костистых костей кора и мозговое вещество имеют свои соответствующие аналоги в надпочечниках и "хромаффинных" клетках в стенках передних кардинальных вен. Таким образом, можно сделать вывод, что эласмобранки, циклостомы и костистые обладают анатомически отличными представителями как "продолговатого мозга", так и "коры головного мозга" млекопитающих, хотя в настоящее время известно, что осетровые обладают только эквивалентом "коры головного мозга". У амфибий, рептилий и птиц присутствуют как "кора", так и "продолговатый мозг", и различная интимность их взаимоотношений обеспечивает переход к расположению центрального продолговатого мозга млекопитающих, плотно окруженного оболочкой из кортикального вещества. Более или менее тесная связь существует между парными надпочечниками Elasmobranchs и симпатической нервной системой. Первые обычно хорошо снабжены симпатическими нервными волокнами и содержат в своем составе ганглиозные клетки.

Первобытное происхождение этих органов очень неясно, и относительно их развития существуют самые разные мнения. Однако представляется несомненным, что кора и продолговатый мозг высших позвоночных, включая их эквиваленты в составе Эласмобранксов, имеют независимое происхождение, и баланс мнений, по-видимому, указывает на происхождение коры из некоторой части зародышевого целомического эпителия, в то время как продолговатый мозг происходит из эмбриональных нервных клеток симпатических ганглиев.

Лимфоидная ткань.В дополнение к некоторым железам внутренней секреции и локальным или рассеянным массам их характерной ткани, уже упомянутым в связи с пищеварительным трактом, лимфоидная ткань часто в изобилии присутствует в других частях тела. Например, масса этой ткани имеется на сердце осетра (*Acipenser*). Передняя увеличенная часть мезонефроса, обычно называемая "головной почкой" телеостоми (рис. 203, B, C), почти полностью состоит из лимфоидной ткани,[410] которая полностью или частично заменила надлежащую структуру почек; и из присутствия свободных красных кровяных телец и кристаллов оксигемоглобина и других производных гемоглобина можно сделать вывод, что "головная почка", как и более ортодоксальные кровеносные железы, выполняет разрушающую кровь функцию. функция.[411] С другой стороны, пример селезенки, которая в равной степени является местом образования лейкоцитов и разрушения крови, делает ненужным отвергать точку зрения о том, что "голова-почка" является органом, в котором образуются лейкоциты или кровяные тельца. Лишь у немногих телеостоми полностью отсутствует чисто лимфоидная "голова-почка", как, например, у рыбы-солнца (*Orthagoriscus mola*).[412] Как упоминалось ранее, двуполые отличаются необычайным развитием лимфоидной ткани, поскольку она образует густую обволакивающую массу вокруг почек и гонад в дополнение к ее исключительному обилию в стенках пищеварительного тракта.

Отсутствие обычных лимфатических желез у рыб хорошо известно, и, по крайней мере, вероятно, что функционально недостаток этих лимфоидных органов может быть компенсирован переизбытком лимфоидной ткани в других частях тела.[413]

ГЛАВА XIII

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА—ЛОКОМОЦИЯ—ОРГАНЫ, ПРОИЗВОДЯЩИЕ ЗВУК-ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ

Мышечная система.Различные мышцы тела могут быть организованы в две системы: (i.) *соматическую* или *теменную*, состоящую из поперечно—полосатых или произвольных мышечных волокон; и (ii.) *спланхническую* или *висцеральную*, состоящую по большей части из нерассеченных или непроизвольных волокон. Соматические мышцы образуют большие боковые продольные мышцы туловища и хвоста, которые сохраняют примитивный эмбриональный метамеризм в большей степени у рыб, чем у любых других позвоночных, и являются основными мышцами, связанными с передвижением. Боковые мышцы состоят из ряда поперечных мышечных сегментов или миотомов, которые имеют **>**-образную или **S**-образную форму, или они даже проходят зигзагообразный путь сверху вниз. Миотомы расположены парами и отделены друг от друга фиброзными перегородками или миокомматами. Каждый миотом разделен на дорсальную или эпиаксиальную часть и вентральную или гипаксиальную часть продольной горизонтальной волокнистой перегородкой, проходящей наружу от центра позвонка к коже. Мышцы грудного и брюшного плавников являются производными от большего или меньшего количества соседних миотомов. Спланхнические мышцы включают мускулатуру стенок пищеварительного тракта, а также те специализированные части висцеральной системы, которые представлены мышцами жаберных дуг и челюстей и состоят из поперечно-полосатых волокон.

Передвижение.—Рыба и Птица одинаково примечательны множеством разнообразных способов, которыми они приспособлены к передвижению в конкретной среде, в которой они живут. По своей форме Рыба превосходно приспособлена для рассекания воды. Веретенообразная по форме, но более толстая спереди, чем сзади, Рыба напоминает двойной клин, толстая часть которого представлена головой, а один из тонких краев - свободным задним краем хвостового плавника. Корпус ограничен плавными контурными линиями, не нарушенными каким-либо резким разделением частей тела друг от друга, и без точек сопротивления его поступательному движению в воде. Поскольку тело толще спереди, чем сзади, и, как видно на поперечном разрезе, шире сверху, чем снизу, из этого следует, что его центр тяжести будет ближе к голове, чем к хвосту, и ближе к спинной поверхности, чем к брюшной. Положение центра тяжести на спине неизбежно делает равновесие тела неустойчивым, и если бы не уравновешивающее действие парных плавников, Рыба плавала бы брюхом кверху, как это всегда бывает после смерти. Большинство рыб снабжены перепончатым газосодержащим мешком, воздушным пузырем, основная функция которого заключается в том, чтобы придать Рыбе массу за массой тот же вес, что и воде, так что в этом положении равновесия или плоскости наименьших усилий животное может выполнять свои различные двигательные движения с минимальными затратами мышечных усилий - преимущество, которым не обладает ни одно другое животное.[414] Для придания устойчивости телу и стабилизации курса при плавании у Рыбы есть спинной и брюшной кили, образованные анальным и спинным плавниками, а также спинномозговые плавники. который, подобно раздвижному килю яхты, может быть поднят или опущен по

мере необходимости. Когда эти плавники удаляются, ход Рыбы становится зигзагообразным, и животное раскачивается.

Органами, более непосредственно связанными с плаванием, являются хвостовой плавник, а также грудной и брюшной плавники, но относительная доля, которую эти структуры принимают в фактическом движении Рыбы, сильно различается. Основным органом передвижения у типичной Рыбы является мощный мускулистый хвост, который при плавании мотается из стороны в сторону за попеременного сокращения больших продольных мышц на противоположных сторонах позвоночного столба.[415] При таких движениях хвост сначала сгибается, скажем, в правую сторону: этот удар был назван неэффективным или обратным ударом. При взмахе в обратном направлении хвост затем вытягивается и выпрямляется, то есть Рыба совершает прямой или эффективный взмах. Быстрой последовательностью таких гребков попеременно в правую и левую стороны Рыба выталкивается из воды. Очевидно, однако, что разгибание или эффективный гребок должны иметь значительный избыток мощности по сравнению со сгибанием или неэффективным гребком, и сейчас будет кратко рассмотрено, как достигается этот результат. Эксперимент и наблюдение за рыбами, подобными осетру, которые обычно двигаются достаточно медленно, чтобы можно было без особого труда следить за фазами их плавательных движений, показывают, что при плавании Рыба изгибает свое тело по двум противоположным и дополняющим друг друга изгибам: головному изгибу, образованному передней половиной тела, и хвостовому изгибу, образованному хвостом. Двойной изгиб позволяет Рыбе всегда представлять выпуклую, менее сопротивляющуюся или не кусающуюся поверхность в воде во время сгибания хвоста вправо или влево, в зависимости от обстоятельств, и вогнутую или кусающую поверхность во время разгибания, то есть когда хвост выпрямляется во время эффективного гребка.

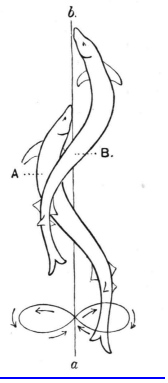


Рис. 204.— Для иллюстрации способа использования хвоста обычной рыбы при плавании. Смотрите текст надписи. (Слегка изменено Петтигрю.)

Иллюстрацией этих выводов послужит рис. 204, на котором изображена Рыба в двух последовательных позах во время плавания. У рыбы в положении A тело вытянуто в головную вогнутость, направленную вправо, а хвостовая вогнутая поверхность обращена влево. Хвост загнут вправо от линии *a b*, которая соответствует оси Рыбы в состоянии покоя и курсу, который преследует животное при плавании, и находится в положении, которое оно принимает во время сгибания, при этом его выпуклая некусящая поверхность направлена наружу, а вогнутая кусающая поверхность - внутрь. Теперь хвост готов к удлиняющему гребку, и пока это происходит, ясно, что вогнутая кусательная поверхность хвоста

соприкоснется с водой, в то время как по завершении гребка хвост окажется на одной линии с *точкой b*. В то же время изгиб головы настолько уменьшился, что длинная ось тела на мгновение также совпадет с *точкой в*, и Рыба может беспрепятственно продвигаться вперед. Хвост, однако, продолжает свое движение влево, но теперь в виде сгибательного гребка, и принимает изгиб и положение, указанные в пункте В, с разворотом в направлении как головного, так и хвостового изгибов, но тем временем сила предыдущего разгибательного гребка вынудила Рыбу вдоль линии *a b* в новое положение, указанное пунктом В. За счет быстрой последовательности чередующихся сгибаний и разгибаний, во время которых хвост описывает восьмеричные изгибы, Рыба движется волнообразным курсом вперед с максимальной движущей силой и минимальным "скольжением". Короче говоря, действие хвоста в точности напоминает действие кормового весла при управлении лодкой.

Существуют также другие соображения, которые увеличивают избыточную мощность гребка при разгибании за счет уменьшения сопротивления воды при сгибании или неэффективном гребке. Во время гребка сгибанием хвостовой плавник менее расширяется и его площадь уменьшается, а при вращении Рыбы вокруг своей длинной оси поверхность хвоста ударяется о воду косо, и, кроме того, хвост движется с меньшей скоростью. Напротив, при выполнении удлинительного хода эти условия меняются на противоположные. Хвостовой плавник расширяется, гребок становится более быстрым, и при обратном вращении Рыбы хвост теперь ударяет по воде своей плоской поверхностью. Другими словами, движение хвоста во время двух взмахов можно сравнить с "оперением" весла при гребле. И это еще не все. Рыба, движущаяся по воде, создает за собой всасывающий ток. Течение оказывает лишь небольшое сопротивление удару при сгибании, поскольку их направления совпадают, но во время разгибания хвост воспринимает всю силу течения, и, следовательно, его захват и движущая сила значительно увеличиваются. Существует поразительная аналогия между движениями рыбьего хвоста при плавании и действием винта парохода, но как движущий орган первый намного превосходит последний. Как мы видели, хвост живой Рыбы может таким образом изменять свою форму и поверхность, что он попеременно выскальзывает из воды и захватывает ее в соответствии с потребностями конкретных гребков.

Изгибов, в которые закидывается тело Рыбы при плавании, никогда не бывает меньше двух, но у длиннотелых рыб, таких как угри, их количество может быть увеличено, и в каждом случае изгибы образуются парами и дополняют друг друга.

Многие Рыбы могут выпрыгивать из воды либо в погоне за пищей из насекомых, как форель, либо для того, чтобы спастись от преследования своих врагов, как летучая рыба (*Exocoetus*), одним сильным взмахом хвоста, когда Рыба находится в почти вертикальном положении близко к поверхности воды. Именно таким образом лосось совершает свои замечательные прыжки через плотины или по лососевым трапам, поднимаясь по рекам на нерест.

Хвост также используется для управления рулем. Если во время движения Рыбы держать ее согнутой в одну сторону, хвост действует как руль, и курс Рыбы отклоняется в эту сторону;

или направление может быть изменено одиночными взмахами хвоста вправо или влево, в зависимости от курса, которым желает следовать Рыба.

У большинства рыб парные плавники, вероятно, мало пригодны для движения, и их действие в этой, как и в других функциях, не всегда ясно. У акул и собакообразных, а также у некоторых костистых рыб их плоскости почти горизонтальны, когда плавники вытянуты из тела; у других они более наклонные, так что поверхности плавников смотрят вверх и назад, а также вниз и вперед; а у других, опять же, их поверхности настолько почти вертикальны, что их взмахи будут совершаться взад и вперед. Грудные плавники также различаются по своему расположению по бокам тела, у одних рыб они гораздо более спинные, чем у других. Парные плавники могут действовать как боковые кили для стабилизации курса Рыбы, особенно когда плавники вытянуты и их плоскости горизонтальны. Они, безусловно, действуют как балансиры, удерживая Рыбу на ровном киле и противодействуя тенденции Рыбы переворачиваться брюхом кверху — результат, который достигается легким движением плавников вверх и вниз, и особенно грудных плавников. Рыба, лишенная грудных органов, опускается головой вниз и принимает наклонное положение в воде. Удаление грудного и брюшного плавников с одной стороны приводит к тому, что Рыба переворачивается на эту сторону; а если удалить плавники с обеих сторон, животное переворачивается брюхом кверху, как дохлая рыба. Грудные плавники также могут использоваться для управления судном: взмах одного плавника назад, в то время как другой прижат к телу, повернет Рыбу в противоположную сторону. Находясь в брюшном положении своей пасти, Акула вынуждена перевернуться на бок, чтобы схватить свою добычу, и это вращательное движение, вероятно, вызвано ударами грудного плавника с одной стороны вниз. У некоторых рыб, по-видимому, грудные плавники могут способствовать передвижению, действуя как весла. Колюшка с 15 шипами (*Gastrosteus spinosus*) часто прогрессирует только с их помощью; и, поскольку их действие может быть изменено по желанию, нет ничего необычного в том, что эта рыба движется задом наперед. Кажется, что плавники вращаются или закручиваются по спирали, как хвост, когда он используется для плавания, или как крылья насекомых при полете.

Уже упоминалось, что функция срединных плавников (спинного и анального) заключается в придании устойчивости Рыбе, действуя как спинной и брюшной кили. Это, безусловно, относится к Рыбам в целом. Тем не менее, существуют исключительные случаи, когда один или даже оба этих плавника являются важными органами плавания, действующими либо как замена хвосту, который приспособился для других целей, либо как дополнение к этому органу. Так, у некоторых сингнатид (трубчатых рыб и морских коньков) небольшой размер или отсутствие хвостового плавника и его использование в качестве хватательного органа делают хвост практически бесполезным в качестве движущего органа: следовательно, эти Рыбы плавают за счет боковых волнообразных движений спинного плавника. Чтобы дать им возможность сделать это, несущий каркас претерпевает некоторые интересные модификации. У большинства костистых расположение плавниковых мышц и характер сочленения между кожными плавниковыми лучами и их базальными радиальными опорами, которое обычно представляет собой некоторую форму шарнирного соединения, таковы, что движение лучей ограничивается простым подъемом или опусканием в вертикальной плоскости, и боковое движение плавника невозможно. Но у Syngnathidae, как и у рыбы-трубы (*Siphonostoma typhle*), имеется исключительно подвижное сочленение между кожными лучами плавника и дистальными радиальными бугорками, которые охватывают их основания расщелинами, а также проксимальными или базальными

радиальными костями, так что плавник можно сгибать вправо или влево. В дополнение к этому, за счет изменения расположения сухожилий мышцы, соответствующие обычным мышцам подъема и опускания плавниковых скатов у других рыб, способны производить обширные боковые движения плавника или, сокращаясь в упорядоченной последовательности, вызывать характерное волнообразное движение плавника. Аналогичный механизм существует у многих плектогнатий (*например,* видов *Balistes*, *Monacanthus*, *Diodon*, *Tetrodon* и *Orthagoriscus*)[416] в связи как со спинным, так и с анальным плавниками, но у этих рыб действие срединных плавников при плавании следует рассматривать как дополнительное к действию хвостовых.

Плавание - отнюдь не единственная форма передвижения, популярная среди рыб. Некоторые из них, например рыбы-удильщики (*Lophius*), обычно используют грудные плавники для ползания по морскому дну. Ост-индийский бычок, *Periophthalmus*, использует свои грудные плавники, которые согнуты под углом наподобие локтевого сустава, для прыжков по песчаным отмелям, обнаженным отступающим приливом. Летучая рыба (*Exocoetus*), когда она выныривает из воды взмахом своего мощного хвоста, расправляет свои большие грудные плавники и, используя их наподобие парашюта, проплывает по воздуху значительные расстояния, прежде чем вернуться в свою естественную среду обитания. "Летающие гусеницы" (*Dactylopterus*) также способны совершать короткие воздушные экскурсии аналогичным образом. Лазание по деревьям также не выходит за рамки рыбьей компетенции, если отдать должное утверждению о том, что индийский "Лазающий окунь" (*Anabas scandens*) использует свои верхушечные шипы для лазания по деревьям. Известно, что многие пресноводные рыбы мигрируют по суше из одного бассейна или реки в другой, обычно ночью. Угри делают это змеевидными или извивающимися движениями своих длинных тел, но у других видов грудные плавники, по-видимому, являются основными органами, используемыми для этой цели, чему, возможно, способствует извращенное использование хвоста.

Органы, производящие звук.—Вопреки распространенному мнению, органы, производящие звук, или голосовые органы, отнюдь не редкость у рыб, особенно у некоторых семейств костистых. Однако не всегда легко отличить непроизвольные, ненормальные или случайные звуки от звуков, вызванных действием специальных голосовых органов. Более того, есть некоторые рыбы, которые, как показали наблюдения, издают в высшей степени характерные звуки, хотя точная природа механизма, производящего звуки, в настоящее время неизвестна; в то время как другие рыбы, по-видимому, обладают органами, которые по анатомическим признакам, возможно, выполняют голосовую функцию, хотя о природе издаваемых ими звуков ничего не известно. Здесь будут рассмотрены только те органы, которые либо с уверенностью, либо с некоторой степенью вероятности могут рассматриваться как голосовые структуры. Большей частью наших знаний об этих интересных структурах мы обязаны исследованиям Серенсена и Дюфоссе.[417]

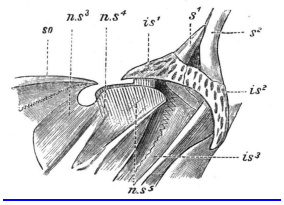


Рис. 205.—Стридуляционный аппарат *Callomystax gagata*. *is*¹ - первая межостистая кость, нижняя часть которой образует двойной напильник и входит в промежуток между расщепленными нервными отростками *ns*⁴ и *ns*⁵; *is*², *is*³ - вторая и третья межостистые кости; *ns*³, *ns*⁴, *ns*⁵ - нервные отростки третьего, четвертого и пятого позвонков; *s*¹, *s*², шиповидные лучи спинного плавника; *so*- надзатылочные. (В честь Хэддона.)

(*a*) *Стрид*.Стридуляция как метод производства звука зафиксирована у многих костистых, и один из наиболее интересных примеров встречается у единственного индийского силуроида (*Callomystax gagata*).[418] У этой Рыбы (рис. 205) первые пять позвонков жестко соединены друг с другом и с черепом, главным образом, за счет соединения нервных отростков третьего, четвертого и пятого позвонков и их сочленения с надзатылочной костью. Соединенные шипы вместе образуют высокую, сжатую с боков костную пластинку, задняя часть которой разделена вертикально на две тонкие пластинки, разделенные промежутком, достаточно широким, чтобы вместить первую межостистую кость спинного плавника. Внутреннюю поверхность каждой из двух пластин пересекает ряд примерно из тридцати параллельных, близко посаженных вертикальных выступов, в то время как первая межостистая кость имеет аналогичные выступы на обеих своих гранях, наподобие двойного напильника. Наконец, можно упомянуть, что из-за ширины межпозвоночной связки между ними пятый и шестой центральные позвонки сочленены суставом необычной подвижности. Действие механизма простое. При вертикальных движениях шестого и последующих за ним позвонков туловища с межостистыми костями, которые они поддерживают, на жесткой структуре, образованной головкой и первыми пятью позвонками, напильниковидная первая межостистая кость перемещается взад-вперед и, задевая выступы на внутренних поверхностях расщепленных нервных отростков, издает резкий скрежещущий звук, который особенно неприятен при искусственном воспроизведении. Боковые движения туловища при обычной локомоции не влияют на механизм: только когда туловище попеременно сгибается и разгибается в вертикальной плоскости, механизм вступает в действие и издается шум. У быкоголового (*Cottus scorpius*) переднечелюстная кость модифицирована для стридуляции, а у *Dactylopterus* - подъязычно-нижнечелюстная кость; у других рыб, например, у некоторых силуроидных (*например, у* видов *дорас*), стридуляция происходит между базальным отростком большой ости грудного плавника и стенкой впадины в расщелине, в которую входит отросток, или между малой первой острой частью спинного плавника и сводом - подобный отросток на верхнем конце первой межостистой кости; также, несколько похожим образом в переднем спинном плавнике таких широко отличающихся друг от друга рыб, как некоторые рыбы-триггеры (Sclerodermi), относящиеся к родам *Balistes*, *Monacanthus* и *Triacanthus*, *Acanthurus chirurgus* (Acanthuridae), рыба-кабан (*Capros aper*), *Centriscus scolopax* (Centriscidae) и трехиглая колюшка (*Gastrosteus aculeatus*); и даже между остистым лучом брюшного плавника и базиптеригиумом у *Triacanthus*, *Capros* и *Gastrosteus*.

У "Барабанящей" рыбы-триггера (*Balistes aculeatus*),[419], которая часто обитает на коралловых рифах у берегов острова Маврикий, стридуляция происходит между заднеключиками и продольно-желобчатой областью на внутренней поверхности каждой ключицы. Как ключица, так и постключицы находятся в тесной связи с воздушным пузырем, и звук, производимый трением, по-видимому, усиливается за счет передачи вибраций стенкам и газообразному содержимому этого органа. Передаче звуковых колебаний в окружающую среду способствует тот факт, что на определенной части их протяженности боковые стенки воздушного пузыря соприкасаются с поверхностной кожей, которая заметно участвует в колебательном движении пузыря при издании характерных барабанных звуков *баллист*.

Стридулирующие звуки также могут издаваться при трении верхних и нижних глоточных зубов, как у разновидности скумбрии (*Scomber brachyurus*). Говорят, что скрежещущая зубами рыба-солнце (*Orthagoriscus mola*) издает звуки, похожие на те, которые издаются при скрежете зубами у свиней и жвачных животных; а Мозли[420] заметил о разновидности *Balistes*, что "живая рыба, когда ее держат в руке, издает странный металлический щелкающий звук, скрежеща зубами".

(*б*) *Звуки дыхания*.Характерные звуки дыхания или журчания, или "суфле", как называет их Дюфоссе, издают несколько костистых, среди которых можно упомянуть угрей, некоторых карповых, таких как, например, карп (*Cyprinus carpio*), несколько видов гольцов (например, *Misgurnus fossilis* и *Cobitis taenia*), а также европейского силуроида, *Silurus glanis*. Согласно Дюфоссе, эти звуки возникают в некоторых случаях в результате выталкивания газа из воздушного пузыря через пневматический проток и рот, а в других, как у *ископаемого мисгурнуса*, они возникают в результате быстрого выброса через задний проход пузырьков воздуха, ранее набранных ртом.

(*с*) *Звуки, производимые с помощью мышц, связанных с воздушным пузырем*.—В дополнение к своей обычной функции гидростатического органа или "поплавка" воздушный пузырь часто модифицируется различными способами в разных костях и адаптируется для использования в качестве органа, производящего звук.

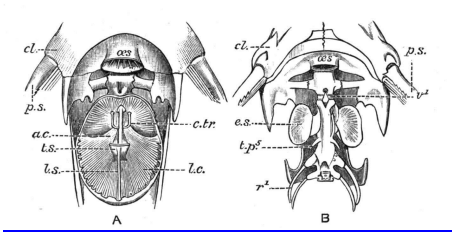


Рис. 206.— Воздушный пузырь и упругий пружинный механизм у *Auchenipterus nodosus*. **A**, полость мочевого пузыря, обнаженная путем удаления его вентральной стенки: *a.c.*, передняя камера; *cl*, ключица; *c.tr*, серповидный отросток трипуса; *l.c*, левая боковая камера; *l.s*, продольная перегородка, разделяющая две боковые камеры; *oes*, пищевод; *p.s*, грудной отдел; *t.s*, узкая поперечная перегородка, которая частично отделяет переднюю камеру от двух боковых камер. **B**, вид передних позвонков с вентральной стороны, чтобы показать упругие пружины: *es*, овальные костные пластинки, в которых заканчиваются упругие пружины; r^1, первое ребро; $t.p^5$, поперечный отросток пятого позвонка; v^1, центр первого позвонка; *cl*, *oes* и *ps*, как на **A**. (От Бриджа и Хэддона.)

У южноамериканского силуроида, *Auchenipterus nodosus*, поперечные отростки четвертого позвонка загибаются вниз и назад и в то же время превращаются в гибкие и высокоэластичные пружины (рис. 206, Б). Их дистальные оконечности расширяются в овальные костные пластинки, которые встроены в переднюю стенку воздушного пузыря и часто вызывают выпячивание последнего внутрь (рис. 206, А). Из затылочной области черепа отходят две мощные мышцы, которые проходят назад до их вживления в передние поверхности двух пружин. При сокращении этих мышц пружины, а следовательно, и передняя стенка мочевого пузыря вытягиваются вперед; но как только мышцы расслабляются, эластичность пружин заставляет их возвращаться в прежнее положение, увлекая за собой стенку воздушного пузыря. Отсюда следует, что быстрое попеременное сокращение и расслабление мышц будет придавать вибрационное движение передней стенке мочевого пузыря и газообразному содержимому этого органа, в результате чего будет издаваться звук. Как правило, у тех рыб, у которых имеется упругий пружинный механизм, воздушный пузырь разделен внутренними перегородками на ряд камер, свободно сообщающихся друг с другом; и, без сомнения, интенсивность звука значительно увеличивается за счет вибрационных движений газов через свободные края перегородок и из одной камеры в другую. Упруго-пружинящий тип голосового органа, по-видимому, ограничен Siluridae,[421] и, помимо того, что встречается у *Auchenipterus*, встречается также у южноамериканских родов *Doras*, *Oxydoras*, *Rhinodoras* и *Euanemus*; у африканских родов *Synodontis* и *Malopterurus*; и по крайней мере у четырех видов индийского рода *Pangasius*.[422]Есть также несколько костистых костей, у которых воздушный пузырь снабжен специальными мышцами, но вместо того, чтобы быть соединенными эластичными пружинами, мышцы отходят от черепа и вставляются непосредственно в стенку мочевого пузыря (рис. 207); или, никоим образом не прикрепляясь к скелету, мышцы просто покрывают некоторую часть поверхности воздушного пузыря. У других рыб воздушный пузырь, не обладая собственными особыми мышцами, может, тем не менее, быть частично покрыт сухожилиями или частично мускульными и частично сухожильноподобными отростками мышц стенки тела (рис. 208), или может быть тесно связан с определенными мышцами, связанными с грудным поясом.

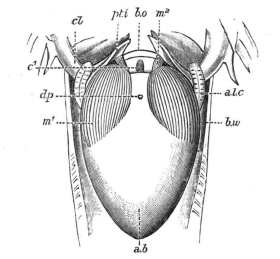


Рис. 207.— Вид воздушного пузыря и его внешней мышцы вентрально при *платистоме*. *a.b*, Воздушный пузырь; *a.l.c*, левая переднебоковая слепая кишка мочевого пузыря; *b.o*, основание затылка; *b.w.*, стенка тела, соприкасающаяся с боковой стенкой мочевого пузыря; c^1, центр первого позвонка; *cl*, ключица; *d.p*, пневматический проток; m^1 и m^2, наружные мышцы мочевого пузыря; *точка i*, заднебоковая. (От Бриджа и Хэддона.)

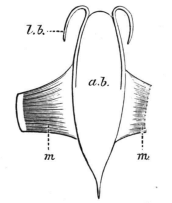


Рис. 208.— Воздушный пузырь и его мышцы в *Micropogon undulatus*. *a.b*, Воздушный пузырь; *l.b*, правая боковая слепая кишка; *m*, *m*мышечно-сухожильные отростки мышц стенки тела, которые частично покрывают поверхность воздушного пузыря. (From Sörensen.)

Каким бы ни было точное отношение воздушного пузыря к его мышцам, вероятно, что физиологический эффект в большинстве случаев один и тот же. Благодаря быстрому попеременному сокращению и расслаблению мышц некоторая часть стенки мочевого пузыря попеременно сжимается и расслабляется таким образом, что инициирует серию вибрационных движений в газах этого органа и, таким образом, производит определенные звуки. У многих рыб полость мочевого пузыря разделена внешними сужениями или внутренними перегородками, или осложнена развитием боковых, трубчатых, слепых ветвей; и, следовательно, вибрационные движения газов будут значительно усилены при их прохождении через края перегородок или отверстия слепой кишки, и интенсивность возникающих в результате звуков также увеличится. Легко понять, что природа и качество звуков, издаваемых разными рыбами, неизбежно будут различаться в зависимости от формы воздушного пузыря, количества и расположения внутренних перегородок и слепой оболочки, а также силы и расположения сокращающихся мышц. Говорят, что у нескольких костистых (Triglidae и Zeidae) звуки издаются быстрой вибрацией кольцеобразной, или центрально перфорированной, мышечной диафрагмы, которая простирается поперек полости воздушного пузыря.[423] Тем не менее, следует особо подчеркнуть, что, хотя у некоторых рыб воздушный пузырь и его мышцы несомненно составляют голосовой орган, есть много других, у которых мочевой пузырь может производить звук только на основании его общего соответствия анатомическому строению с тем же органом у рыб, где его голосовая функция была четко доказана.

Один или другой из этих методов воздух-пузыря либо известно, саунд-продюсирование, или считается с полным на то основанием быть такой, в следующем костистых рыб,[424] и многие другие:—отдельных видов Южно-Американских родов Siluridae, *Pimelodus*, *Sorubim*, *Platystoma*, *Piratinga*, *Centromochlus*, и *Trachelyopterus*; виды южно-американской семьи, Characinidae; *Amblyopsis spelaea*, слепые рыбы от Мамонтова пещера в штате Кентукки (Amblyopsidae); среди Syngnathidae, короткий хобот морской конь (*гиппокамп brevirostris*) британского побережья; некоторые Sclerodermi, таких как триггер-рыбы, *Batistes vetula*, *Triacanthus brevirostris*, *m. biaculeatus*, и *Monacanthus pardalis*, а также некоторые "сундук рыб" (*например,* видов *расположенный*); некоторые Gymnodontes (видов *Диодон* и *Tetrodon*); несколько Serranidae (*например,* видов *Ферапонт* и *Pristipoma*); видов *Holacanthus* (Chaetodontidae) и в *Holocentrum sogho* (Berycidae); такой рыбалки определил как "барабан" (*Pogonias хромис*), на "постный" (*Sciaena Aquila C*), которые иногда были приняты в британских водах, *Umbrina cirrhosa*, *Otolithus регалис*, и *Micropogon undulatus*, и, с большей или меньшей вероятностью, многие другие виды из того же семейства; один из видов Zeidae, Джон Дори (*Зевс Фабер*); *Batrachus may* среди Batrachidae; несколько видов морские

петухи (Triglidae), принадлежащие к родам *Prionotus* и *тригла*; так называемый летающий морской петух, *Dactylopterus volitans* (Dactylopteridae); в индийских видов *Ophiocephalus marulius* и *O. gachua* (Ophiocephalidae); среди рыб семейства тресковых, трески (*Gadus morrhua*) и пикши (*г. aeglefinus*); в таких Zoarcidae, как слепые рыбы (*Lucifuga subterranea*) из подземных вод в пещерах Кубы, а также в некоторых Ophidiidae (*например,* видов *Ophidium*).

У рыб, отличных от костистых, случаи нормального звукопроизводства с помощью специальных голосовых структур редки. Не известно зарегистрированных случаев у циклостомов или эласмобранксов,[425] но есть свидетельства того, что звуки издаются *Polypterus* среди Crossopterygii, а также двукрылыми *Neoceratodus*,[426] *Protopterus* и *Лепидосирен*, хотя точно неизвестно, как они производятся, или что они не могут быть случайными спутниками инспираторной или экспираторной деятельности легких при дыхании.

Что касается природы звуков, издаваемых воздушным пузырем и его мышцами в различных костях, можно привести несколько примеров.

Звук, производимый упругим пружинным устройством недавно пойманной *дорасы пятнистой*, был описан как "глубокий рычащий тон", который отчетливо слышен на расстоянии 100 футов, когда Рыба выходит из воды. При сходных условиях воздушный пузырь и его мышцы у разновидности *платистомы*издают сходный звук. С другой стороны, звук, производимый упругими пружинами Электрического силуроида (*Malopterurus electricus*), сравнивали с шипением кошки. Морской конек (*Hippocampus brevirostris*) издает монотонный звук, аналогичный звуку тамбура, который характерен для обоих полов, но более интенсивен и част в период размножения. "Сундучная рыба" (*Ostracion trigonus*) издает рычащий звук, как и "Рыба-шар" (*Tetrodon honckenii*), когда ее вынимают из воды.[427] Воздушный пузырь и его мышцы в "Барабане" (*Pogonias chromis*) представляют собой самый мощный звукообразующий орган, который когда-либо встречался у какой-либо рыбы. Звуки, издаваемые "Барабаном", лучше выражаются словом "барабанная дробь", чем любым другим, и их часто слышали люди на судах, стоящих на якоре у берегов Соединенных Штатов, где этих рыб предостаточно.[428] "Барабан" начинает свой барабанный бой в период нереста в апреле, но редко слышен впоследствии. "Мегрэ" (*Sciaena aquila*), музыкальные исполнения которой, возможно, послужили основой для гомеровской басни о песне сирен, примечательна среди рыб разнообразием своих звуков, которые сравниваются с ревом, мурлыканьем, жужжанием и свистом.[429] Звук часто бывает настолько сильным, что его можно услышать, когда Рыба находится на глубине 18 метров, а ухо наблюдателя находится в двух метрах над водой; и было зафиксировано, что, прислушиваясь к этим звукам, были успешно пойманы косяки мегре. Они редко издают звуки, находясь поодиночке; но в скоплениях во время сезона размножения они не перестают издавать звуки с силой и упорством, которые, по-видимому, вскоре должны истощить их силы. Одна из индийских ставридок (*гиппопотамы каранкс*) при поимке хрюкает, как молодой поросенок, и этот звук повторяется всякий раз, когда ее трогают, пока сохраняется жизненная сила. Было замечено, что вест-индский вид того же семейства (*Argyriosus vomer*) издает подобный звук, в то время как египетский *каранкс* (*C. rhonchus*) известен арабам как "Чакура" или "Храпун".[430] Звуки, издаваемые различными британскими гурнардами, такими как Серый гурнард (*Trigla gurnardus*), Волынщик (*T. lyra*), Эллек или Кукушонка Гурнарда (*T. cuculus*) и аквариумную рыбку (*T. hirundo*) сравнивали с храпом, звучным и продолжительным хрюканьем, мурлыканьем (отсюда, возможно, термин "певун", под которым Серый гурнард

известен в Ирландии) и кваканьем. Джон Дори (*Зевс Фабер*)[431] также издает звуки, аналогичные звукам the Gurnards. Говорят, что у дипноев *лепидосирен* издает рычащий звук, а у *неоцератодусов* - хрюкающий звук, который можно услышать ночью на некотором расстоянии.

Какова бы ни была природа голосового механизма, весьма вероятно, что звуки, издаваемые рыбами, распространяются в воде на значительные расстояния, поскольку последняя среда является гораздо лучшим проводником звука, чем воздух, и, более того, передача звуковых колебаний из воздушного пузыря в воду облегчается у многих рыб тем фактом, что на определенной части своей протяженности с каждой стороны пузырь находится в непосредственном контакте с поверхностной кожей за грудным поясом.

Из далеко не исчерпывающего списка примеров, приведенного выше, очевидно, что в той или иной форме голосовые органы присутствуют у значительного числа рыб, как пресноводных, так и морских, принадлежащих к самым разным группам; и далее, что даже у одних и тех же видов (например, *дорас макулатус* и других силуридовых) как стридуляция, так и действие внешних мышц на воздушный пузырь могут использоваться как средство производства звука. Некоторые семейства костистых, такие как Siluridae, Sciaenidae и Triglidae, по-видимому, отличаются от всех остальных преобладанием той или иной формы голосового органа. Согласно Соренсену, первое упомянутое из трех семейств включает не менее 68 видов, которые используют только воздушный пузырь в качестве органа, производящего звук. Тем не менее, все еще остается много семейств костистых, богатых родами и видами и имеющих почти всемирное географическое распространение, в которых такие органы еще не найдены.

Преимущества, которые Рыбы извлекают из обладания органами, производящими звук, достаточно очевидны.

Характерной особенностью размножения большинства рыб является общее отсутствие какого-либо процесса спаривания между полами, икринки оплодотворяются в воде после их извлечения из тела самки, и, следовательно, любое приспособление, способствующее образованию косяков в период размножения, должно приносить большую пользу виду, в значительной степени увеличивая шансы на оплодотворение яйцеклеток и, таким образом, обеспечивая более успешное продолжение рода. Отсюда можно сделать вывод, что голосовые органы рыб являются средством достижения этой цели, и что звуки, которые они издают, на самом деле являются распознаванием - звуками, которые позволяют рыбам одного вида собираться вместе в периоды наибольшей репродуктивной активности. Эта точка зрения согласуется со многим, что известно о повадках этих рыб, особенно с тем фактом, что определенные звуки часто характерны для определенных видов, и что звуки издаются наиболее часто и с большей интенсивностью в период размножения, чем в любое другое время. Хотя голосовые органы полезны для всех рыб, которые ими обладают, они, без сомнения, особенно полезны для тех рыб, которые в силу особенностей своей среды обитания могут лишь в малой степени использовать свои глаза; и этот факт, возможно, может объяснить преобладание таких органов у силуридов, которые часто питаются дном или донным кормом и часто обитают в илистых водах.

Звуки, издаваемые Рыбами, также могут, по крайней мере в некоторых случаях, быть предупреждающими звуками. Многие рыбы, производящие звук, снабжены исключительно сильными шипами либо в соединении со срединным и парным плавниками, как у многих силурид, либо на общей поверхности тела, как у *Diodon hystrix*. Такие шипы являются очень эффективным оружием для наступательных или оборонительных целей и способны наносить очень тяжелые раны. Естественные враги этих рыб научаются на опыте или инстинктивно ассоциировать определенные звуки с обладанием опасными шипами, и, предупрежденные звуками, они воздерживаются от нападения на владельца шипов к взаимной выгоде обоих.

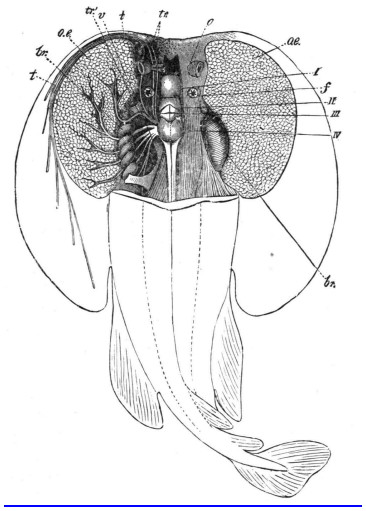


Рис. 209.— Электрический скат (*Torpeda*), рассеченный, чтобы показать его электрические органы. Слева отсечены нервы, питающие орган. Призматические области на поверхности органа указывают на вертикальные столбцы электрических пластинок, которых может быть 500 000 в каждом органе. Обнажается дорсальная поверхность мозга. *br*, Жабры; *f*, дыхало; *o*, глаз; *o.e*, электрические органы; *t*, каналы слизи; *tr*, трехполушарный нерв; *tr*, его электрическая ветвь; *v*, блуждающий нерв; *I*, передний мозг; *II*, средний мозг; *III*, мозжечок; *IV*, электрическая доля продолговатого мозга. (От Паркера и Хасвелла, в честь Гегенбаура.)

Электрические органы.—Электрические органы, способные генерировать более или менее мощные электрические разряды, присутствуют у некоторых рыб, как морских, так и пресноводных. Они встречаются у нескольких косолапых (виды *Raia*, *Torpedo* и *Hypnos*), у таких костистых, как африканский силурид *Malopterurus*, "Электрический угорь" (*Gymnotus*) и у видов Mormyridae (например, *Mormyrus*). За одним исключением, электрические органы состоят из метаморфизованных мышечных волокон и их нервных окончаний или двигательных концевых пластинок. У видов *Raia* есть два маленьких электрических органа, по одному с каждой стороны конечной части хвоста.[432] У *гимнотуса*[433] органы намного крупнее и занимают всю длину хвоста, которая составляет целых четыре пятых от общей длины Рыбы. У Mormyridae также есть слабые электрические органы в хвостовой области. У всех этих рыб электрические органы представляют собой модифицированные части хвостовых мышц. У торпеды, однако, эти органы представляют собой два больших овальных образования, по одному с каждой стороны головы, между жабрами и головным продолжением грудного плавника (рис. 209). *Malopterurus*[434] отличается исключительным наличием электрического органа, происходящего из эпидермиса, а не из мышечной системы. У этой рыбы орган обволакивает почти все тело подобно мантии, между кожей и

нижележащими мышцами туловища и хвоста. Электрический орган состоит из огромного количества "электрических пластинок" (модифицированных моторных концевых пластинок), обильно снабженных нервами на одной из своих поверхностей и расположенных в виде ряда вертикальных (*торпедообразных*) или продольных (*Гимнотуз*) столбиков, разделенных перегородками из соединительной ткани. В активном состоянии органа в торпеде[435] вентральные поверхности пластинок, по которым распределены нервы, становятся отрицательными по отношению к дорсальной, и "следовательно, эффект во всех пластинках колонны при суммировании таков, что дорсальный конец колонны становится положительным по отношению к вентральному концу".[436] Следовательно, ток в виде последовательности толчков проходит от вентральной к дорсальной поверхности головы. У *гимнотуса*, у которого столбики расположены продольно, наэлектризованы противоположно передняя и задняя поверхности, и ток проходит от хвоста к голове. Шок, вызываемый электрическим разрядом, наиболее силен у *Gymnotus*,[437] *Malopterurus* и *Torpedo*, в названном порядке, и относительно слаб у остальных родов. Сила удара увеличивается с увеличением количества электрических пластин, включенных в цепь. Так, у *гимнотуса* максимальный удар наносится, когда тело Рыбы изогнуто настолько, что голова и хвост соприкасаются с разными точками на поверхности какой-либо другой Рыбы. Разрядка может быть рефлекторной или произвольной. Повторяющиеся разряды вызывают усталость и ослабляют удары. Электрические органы представляют собой мощные наступательные или защитные структуры, позволяющие Рыбе отражать атаки врагов или оглушать или убивать свою добычу.

ГЛАВА XIV

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ОСОБОГО ВОСПРИЯТИЯ

Нервная система состоит из головного и спинного мозга, а также черепных и спинномозговых нервов. Зачатки будущего головного и спинного мозга впервые появляются у эмбрионов некоторых циклостом (например, *Bdellostoma*), эласмобранчей и хондростей (например, у *Acipenser*), а также у *Neoceratodus* среди двукрылых в виде трубчатого мозгового канала, отщипнутого от эпибласта на дорсальной поверхности тела. Несколько иным методом, но с тем же конечным результатом, костномозговой канал формируется в других циклостомах (например, в *Петромизоне*), в голостях и костистых костях, а также в *Лепидосирене*,[438] из твердого врастающего киля эпибласта, который впоследствии становится трубчатым. Позже мозговой канал в голове расширяется и разделяется двумя поперечными сужениями на три пузырька, первичные передний, средний и задний мозг, оставляя остальную часть канала для формирования спинного мозга.

Спинной мозг.— Эта часть мозгового канала сохраняет более простую и однородную цилиндрическую структуру. Его стенки утолщаются, и составляющие их клетки превращаются в нервные клетки и волокна, но у взрослого человека остается остаток исходной полости в виде крошечного аксиального канала с мерцательной эпителиальной

выстилкой, центрального канала спинного мозга или миелоцеле. У большинства рыб спинной мозг простирается по всей длине тела, но у некоторых костистых, особенно у некоторых плектогнатий, он удивительно короткий. У рыбы-солнца (*Orthagoriscus*) длиной 2½ метра и весом около полутора тонн длина шнура составляла всего 15 мм. по длине или короче головного мозга.

Мозг.—На ранней стадии эмбриональной истории головной мозг состоит из трех простых пузырьков: *переднего*, *среднего* и *заднего мозга*, первый из которых находится перед передним концом хорды и, следовательно, расположен прехордально. По мере развития стенки пузырьков претерпевают локальные утолщения, или они дают начало полым парным или срединным выростам, и тем или иным из этих методов развиваются различные части сложного мозга взрослого человека, в то время как первоначальные полости пузырьков или их выростов сохраняются в виде непрерывной системы выстланных эпителием пространств или "желудочков".[439] Передний мозг примечателен количеством и важностью частей, к которым он относится. Сначала он выпячивается спереди в виде полого пузырька, *проэнцефалона*, оставляя остальную часть переднего мозга в виде *таламенцефалона* или *промежуточного мозга* (рис. 210). Полость переднего мозга - это *просокоэле*, а пара утолщений на ее дне образуют два базальных ганглия или *полосатые тела*. У многих рыб промежуточный мозг сохраняет это простое везикулярное состояние, и в этом случае крыша или *паллий* обычно эпителиальный и не нервный; но у других спереди из него вырастают две полые доли, которые дают начало двум *полушариям головного мозга* или *паренцефале*.[440] Оба содержат расширения просоцеле, *парацеле* или *боковых желудочков*, из дна которых теперь выступают полосатые тела. Удлинение паллиума, образующего крышу боковых желудочков, либо остается частично эпителиальным, либо может приобрести полностью нервную структуру и утолщаться до степени, которая сильно различается у разных рыб. С формированием полушарий передний мозг и его просокоэль приобретают второстепенное значение и могут перестать быть узнаваемыми в отличие от таламенцефалона и его желудочка. Затем боковые желудочки, по-видимому, сообщаются непосредственно с третьим желудочком через два отверстия, *отверстия Манро*. Поступательный рост мозга завершается развитием двух полых долей, *обонятельных долей* или *носоглоточного отдела*, каждая из которых содержит желудочек или *носоглотку*, сообщающуюся сзади с просокоэлем, или, при наличии полушарий, с соответствующим боковым желудочком.

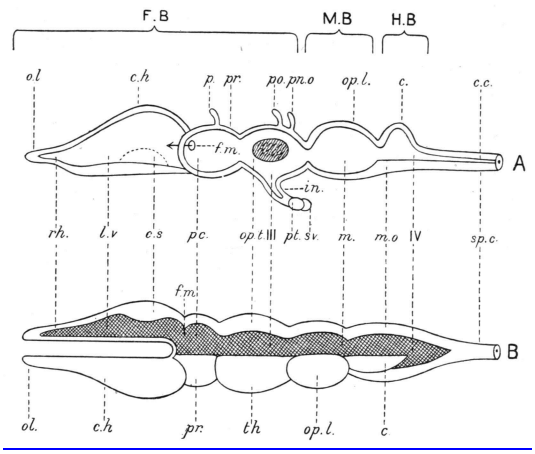


Рис. 210.- Схема общего строения головного мозга в черепных коробках. **A**, вертикальный продольный разрез; **B**, вид сзади, показывающий полости головного мозга с правой стороны. *c*, мозжечок; *c.c*, центральный канал спинного мозга; *c.h*, полушария головного мозга; *c.s*, полосатое тело; *F.B*, передний мозг; *f.m*, отверстие Манро; *H.B*, задний мозг; *в*, фундибулум; *l.v*, боковой желудочек; *m*, мезокоэле; *M.B*, средний мозг; *m.o*, продолговатый мозг; *o.l*, обонятельная доля; *op.l*, доля зрительного нерва; *op.t*, таламус зрительного нерва; *p*, парафиз; *pc*, просокоэле; *pn.o*, шишковидная железа орган; *p.o*, теменной орган; *pr*, передний мозг; *pt*, гипофиз; *rh*, носоглотка; *sp.c*, спинной мозг; *s.v*, сосудистый мешок; *th*, таламенцефалон; iii, iv, третий и четвертый желудочки. (В честь Паркера и Хасуэлла.)

Едва ли менее сложными и, возможно, даже более интересными с морфологической точки зрения являются структуры, возникающие из таламенцефалона. За счет утолщений его боковых стенок образуются два крупных узла, *зрительные таламусы*, и на внутренней или дорсальной стороне каждого из них развиваются *узловатые ганглии*. По бокам таламенцефалона образуются первичные *зрительные пузырьки*, которые позже трансформируются в части сетчатки парных глаз и зрительные нервы. Помимо зрительных пузырьков, имеется вторая пара эмбриональных выростов, которые возникают на крыше таламенцефалона. Эти выросты образуют пузырьки на ножках и представляют собой пару дегенерирующих зрительных органов. Обычно они смещаются настолько, что левая оказывается впереди правой, и они кажутся как бы срединными. Последующая судьба пузырьков сильно различается в разных черепных коробках. И то, и другое сохраняется у миноги, при этом правый пузырь в некоторой степени сохраняет свою примитивную зрительную функцию в качестве *теменного глаза* и непосредственно перекрывает левый, или шишковидный, пузырь. У эласмобранксов они соединяются, образуя железистый орган, так называемое *шишковидное тело* взрослого человека, а у костистых левый пузырек исчезает, оставляя правый в виде шишковидного тела.[441] Существует также эмбриональный срединный вырост с крыши заднего мозга, *парафиз*, который вскоре исчезает и значение которого неизвестно. Срединный полый отросток от дна таламенцефалона образует *воронку*, которая прикрепляется к дивертикулу слепой кишки от неба. За редкими исключениями дивертикул теряет всякую связь со ртом, и, как *гипофиз* или *гипофиз*, он появляется как придаток к концу воронки. У кроссоптеригий соединение сохраняется даже у взрослого человека с помощью тонкого канала, отходящего от гипофиза и открывающегося в ротовую полость. С боков основание миндалины переходит в пару округлых долей, *lobi inferiores*, а дистально - в тонкостенный железистый мешочек, *сосудистый* мешочек, который находится сразу за телом гипофиза. Полость таламенцефалона сохраняется как *третий желудочек* или *диацеле*. Части мозга, развившиеся из среднего и заднего полушарий, гораздо менее сложны и, за исключением различий в размерах, у большинства рыб имеют довольно однородный характер.

В среднем мозге крыша переходит в пару *зрительных долей*, и за счет роста боковых утолщений в ее основании образуются две толстые нити продольно расположенных нервных волокон, *crura cerebri*. Полость среднего мозга остается в виде *мезоцеле*, и от нее может отходить расширение в каждую долю зрительного нерва.

Из заднего мозга образуются *мозжечок* или *эпэнцефалон* и *продолговатый мозг* или *метэнцефалон*, первый в виде дорсального выпуклости, второй - в виде вентрального утолщения. За исключением тех мест, где развит мозжечок, дорсальная стенка остается эпителиальной и образует крышу постоянной полости заднего мозга, *четвертого желудочка* или *пястной кости*, которая сохраняет свою примитивную непрерывность с центральным каналом спинного мозга. Боковые лопастевидные выросты из дорсальных

столбиков продолговатого мозга являются заметными структурами у некоторых рыб и известны как *рестиформные тела*. Парные участки мозга соединены по средней линии серией *поперечных спаек*. Теперь мы вкратце рассмотрим более важные модификации мозга у циклостомов и рыб.

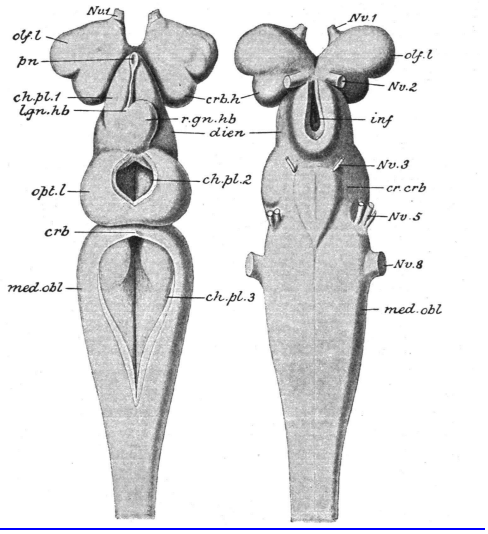


Рис. 211.— Дорсальный (**A**) и вентральный (**B**) виды головного мозга *Petromyzon marinus*. *гл.рис.1*, переднее сосудистое сплетение, образующее крышу прозенцефала и таламенцефала; *гл.рис.2*, отверстие в крыше среднего мозга, обнаженное удалением среднего сосудистого сплетения; *гл.рис.3*, четвертый желудочек обнажается при удалении заднего сплетения; *cr.crb*, голень головного мозга; *crb*, мозжечок; *crb.h*, полушария головного мозга; *dien*, таламенцефалон; *inf*, нижняя луковица; *l.gn.hb*, левый узловой узел; *med.obl*, продолговатый мозг; *nv.1*, обонятельный; *nv.2*, зрительный; *nv.3*, глазодвигательный; *nv.5*, тройничный; и *nv.8*, слуховые нервы; *olf.l*, обонятельные доли; *opt.l*, доли зрительного нерва; *pn*, шишковидный орган; *r.gn.hb*, правый узловой узел. (От Паркера и Хасвелла, в честь Олборна.)

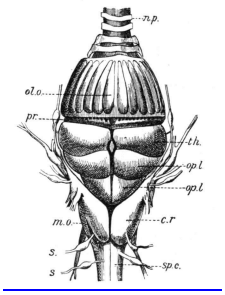


Рис. 212.Вид с тыла головного мозга *миксины*. *c.r*, рестиформные тела; *m.o*, продолговатый мозг; *n.p.*, носогипофизарный канал; *ol.o*, орган обоняния, заключенный в хрящевую капсулу с отверстиями; *op.l*, доли зрительного нерва; *pr*, прозенцефалон; *s*, *s*, дорсальные корешки спинномозговых нервов; *sp.c*, спинной мозг; *th*, таламенцефалон. (Из Видерсхайма, в честь Ретциуса.)

В циклостоме *Petromyzon* имеется небольшой промежуточный мозг с неразделенной просокоэлью, а с каждой стороны от него по небольшому полушарию головного мозга,

которое выглядит как простой придаток к гораздо более крупной обонятельной доле (рис. 211). Просокоэле делится спереди на две направленные наружу ветви, и из двух дивертикулов, на которые делится каждая ветвь, один проходит в виде бокового желудочка в полушарие своей стороны, а другой в виде риноцеле - в соответствующую обонятельную долю. Узловатые узлы необычно большие, правый больше левого. Доли зрительного нерва большие, но явно не двойные. Мозжечок настолько мал, что кажется немногим больше узкой поперечной полосы, пересекающей переднюю часть четвертого желудочка. Крыша головного мозга в значительной степени покрыта эпителием, особенно в переднем мозге, таламенцефалоне и заднем мозге. Над этими эпителиальными участками мягкая мозговая оболочка необычно сосудистая и образует серию "сосудистых сплетений". Желудочковая система целостна. В отличие от миноги, мозг *миксины*[442] очень примитивен, возможно, в большей степени, чем у любого другого черепа (рис. 212). При взгляде сзади мозг разделен на четыре пары расширенных с боков и сжатых в продольном направлении долей срединной продольной трещиной и тремя поперечными бороздками. Две передние доли представляют собой немногим больше утолщенной передней стенки таламенцефалона, хотя, судя по их гистологической структуре, они представляют собой очень несовершенно дифференцированные передний мозг и обонятельные доли. Вторая и самая большая пара составляет таламенцефалон. Последние две пары долей представляют собой поперечно разделенную пару зрительных долей, или "четырехгранные тела". Имеется большой продолговатый мозг с парой рестиформных тел, но мозжечок полностью отсутствует. Желудочки подвержены некоторым индивидуальным изменениям. Третий и четвертый желудочки в целом можно распознать либо как изолированные полости, либо как соединенные остатками мезоцеле. Из-за слабого развития промежуточного мозга, поразительного преобладания среднего мозга над остальным и отсутствия мозжечка, *миксин* уникален среди черепных коробок.

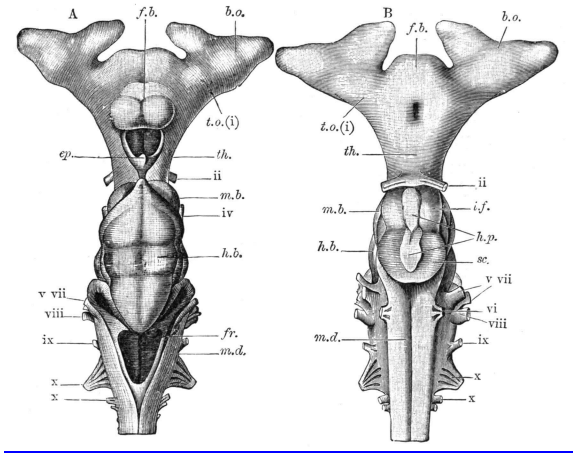


Рис. 213.— Мозг рыбы-собачки (*Scyllium canicula*). **A**, вид сзади; **B**, вид с брюшка. Сосудистые сплетения, покрывающие крышу третьего и четвертого желудочков, были удалены. *b.o*, обонятельная доля; *ep*, начало ножки шишковидного тела; *f.b.* (в **A**), передний мозг; *f.b.* (в **B**), полушария головного мозга; *fr*, четвертый желудочек; *h.b.*, мозжечок; *h.p*, гипофиз; *i.f*, нижние доли; *m.b*, доли зрительного нерва; *m.d*, продолговатый мозг; *sc*, сосудистый мешок; *th*, таламенцефалон; *m.o.* (i) обонятельная ножка; i.-x. черепные нервы. (Из Видерсхайма.)

У эласмобранчей среди рыб мозг достигает гораздо более высокого уровня строения. В *сциллии* (рис. 213) находится большой промежуточный мозг, а непосредственно перед ним пара несовершенно дифференцированных полушарий головного мозга, в то время как из

его переднебоковых отделов возникают большие обонятельные доли. Просокоэле делится спереди на четыре дивертикула, из которых два внутренних переходят в полушария в виде боковых желудочков, а два наружных в виде носоглотки - в обонятельные доли (рис. 214). В связи с инфундибулумом имеется пара сосудистых мешочков, состоящих в основном из железистых канальцев, открывающихся в инфундибулярную полость.[443] Мозжечок исключительно большой, но он не образует "valvula cerebelli". Присутствуют крупные рестиформные тела, похожие на уши. Только третий и четвертый желудочки сохраняют эпителиальную крышу по отношению к сосудистым сплетениям.

Во всех основных чертах мозг голоцефалов является повторением эластично-жаберного типа, особенно удлиненной формы, наблюдаемой у *Notidanus*. Признаки более высокого уровня строения, однако, можно увидеть в редукции переднезаднего мозга, который с его заднегрудью теперь едва отличим от таламенцефалона и его желудочка; и в более полной дифференциации полушарий головного мозга друг от друга и от остального мозга. Крупные ребристые рестиформ-ные тела являются заметными структурами с каждой стороны продолговатого мозга. Помимо обычного внутричерепного гипофиза, существует также отдельная внекраниальная часть, расположенная в ямке на вентральной поверхности основания черепа: у эмбриона они непрерывны.

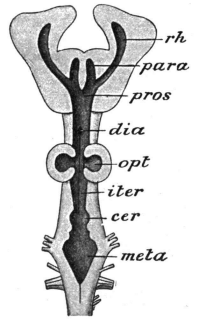


Рис. 214.— Горизонтальный продольный разрез головного мозга *Хилосциллия*, показывающий желудочки; полудиаграмма. *cer*, Начало желудочка мозжечка или эпикоэле; *dia*, третий желудочек; *iter*, мезокоэле; *meta*, четвертый желудочек; *opt*, оптокоэле или полость доли зрительного нерва; *para*, боковые желудочки; *pros*, просокоэле; *rh*, ринокоэле. (От Паркера и Хасвелла.)

У телеостоми мозг явно более примитивного типа, чем у любых других рыб (рис. 215).[444] Наиболее поразительной особенностью является отсутствие больших полушарий головного мозга, эволюция первичного переднего мозга не идет дальше формирования неразделенного промежуточного мозга с нерв-ной крышей и просокоэле, которая образует непрерывную полость с третьим желудочком или, самое большее, отделена от него только складкой эпителиальной крыши или поперечной пленки.

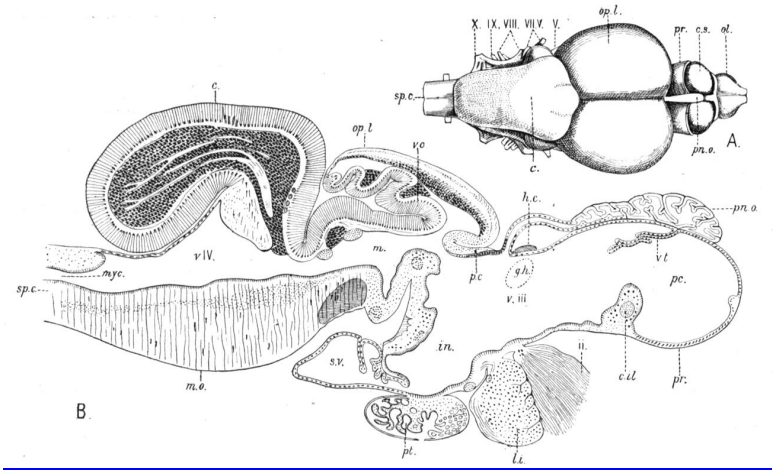


Рис. 215.—**А**, вид мозга форели (*Salmo fario*) со спины; **Б**, вертикальный продольный разрез. *c.il*, Междольковая комиссура; *g.h*, узловой узел; *h.c.*, узловая спайка; *i.c.*, нижняя спайка; *l.i*, нижняя доля; *myc*, миелокоэле; *p.c.*, задняя спайка; *v.o*, клапан мозжечка; *v.t*, поперечная пленка; *ii*., зрительный нерв; *v.iii*., *v.iv*., третий и четвертый желудочки; *v*, *vii*, *viii*, *ix*, *x*, пятый, седьмой, восьмой, девятый и десятый черепные нервы; остальные контрольные буквы, как на рис. 210. (**А**, из Видерсхайма; **В**, в честь Халлера.)

Среди других диагностических признаков можно упомянуть преобладание среднего мозга над другими отделами, переднее расширение большого мозжечка в мезоцеле в виде "клапана мозжечка" и отсутствие рестиформных тел. Этот тип мозга наиболее сильно выражен у костистых, но у других костистых существ некоторые, такие как *Acipenser*,[445] в

этом отношении типично костистые (рис. 216), в то время как другие, такие как *Лепидостеус*, имеют небольшие полушария головного мозга с боковыми желудочками, а также передний мозг.

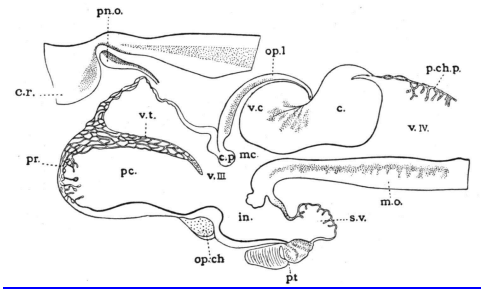


Рис. 216.— Вертикальный продольный разрез головного мозга осетра (*Acipenser ruthenus*.) *c.p*, задняя спайка; *c.r*, крыша черепа; *mc*, мезокоэле; *op.ch*, перелом зрительного нерва; *p.ch.p*, заднее сосудистое сплетение; *vc*, клапан мозжечка; *vt*, поперечная стенка; *v.iii*, *v.iv*., третий и четвертый желудочки; другие надписи, как на рис. 210. (Из Гороновича.)

Наиболее очевидной особенностью мозга дипноев является большое развитие полушарий головного мозга. В этом отношении эти Рыбы приближаются к земноводным, но по другим особенностям строения мозга они сходятся с большинством других групп рыб, не будучи тесно связанными ни с одной из них. У *протоптерусов*[446] (рис. 217) полушария совершенно отчетливы, за исключением задней части, а стенки их просторных боковых желудочков полностью нервные. Обонятельные доли сидячие на их передних конечностях, а сзади и ниже они расширяются в вентральные доли, которые, вероятно, представляют доли гиппокампа высших позвоночных. Везикулярное шишковидное тело на конце тонкого стебля перекрывает своеобразный конический выступ на крыше таламенцефалона, или "подушку шишковидной железы".

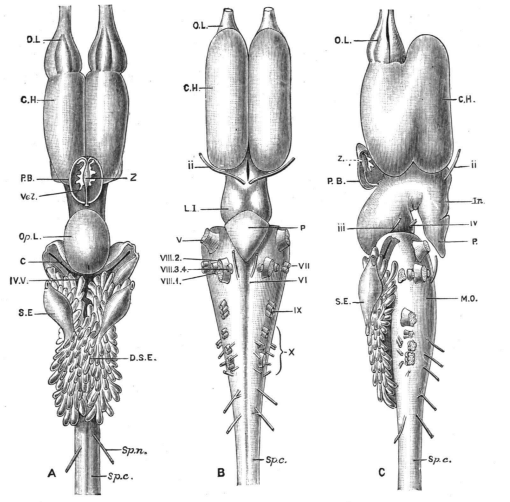


Рис. 217.— Дорсальный (**A**), вентральный (**B**) и латеральный (**C**) виды головного мозга *Protopterus annectens*. *C*, мозжечок; *C.H*, полушария головного мозга; *D.S.E.*, ветви эндолимфатического синуса; *In*, нижняя пазуха; *L.I.*, нижняя доля; *M.I.*, продолговатый мозг; *O.L.*, обонятельная доля; *Op.L*, зрительная доля; *P*, гипофиз; *P.B.*, "подушка шишковидной железы".

"; *S.E*, эндолимфатический синус; *Sp.c*, спинной мозг; *Sp.n*, спинномозговой нерв; *Vel*, поперечная оболочка; *Z*, шишковидное тело; IV.V., четвертый желудочек; ii., iii., iv., v., vi., vii., viii.1, viii.2, viii.3.4, ix. и x., корешки черепных нервов. (Из Буркхардта.)

Доли зрительного нерва образуют единое овальное тело, и, как у *петромизона* и амфибии, мозжечок очень маленький. Заднее сосудистое сплетение покрывает крышу четвертого желудочка, а переднее сплетение в соединении с крышей таламенцефалона выступает вниз в третий желудочек, а также продолжается вперед в каждый боковой желудочек. У *неоцератода*[447] мозг, безусловно, более примитивный и явно менее амфибийный. По сравнению с *протоптерусом* обонятельные доли и мозжечок крупнее, а зрительные доли парные. Меньшие полушария не являются нервными в дорсальном и срединном направлениях, крыша и внутренняя стенка каждого из них образованы расширением толстого железистого сосудистого сплетения, которое образует крышу таламенцефалона.

Спинномозговые нервы.Спинномозговые нервы циклостомов (например, *петромизона*) состоят из серии спинномозговых нервов, отходящих с каждой стороны от спинной поверхности спинного мозга, и аналогичной двойной серии, отходящей от вентральной поверхности, при этом спинномозговые нервы регулярно чередуются с вентральными нервами. Каждый миотом снабжается дорсальным и вентральным нервами, которые проходят отдельно к своему периферическому распределению в коже и мышцах. У рыб, как и у высших позвоночных, каждый спинной нерв, который сейчас называют спинным корешком, расширяется в ганглий, а затем соединяется, либо до, либо непосредственно после выхода из нервного канала, со следующим вентральным нервом или вентральным корешком спереди, образуя главный спинномозговой нерв. В то же время спинномозговые нервы противоположных сторон имеют тенденцию образовывать пары в одной поперечной плоскости. После соединения двух корешков спинномозговой нерв делится на три типичные ветви: спинной нерв (ramus dorsalis) и вентральный нерв (ramus ventralis), оба из которых включают соматические сенсорные или афферентные волокна и соматические моторные или эфферентные волокна для иннервации кожи и мышц спинной и латеральной частей миотома; и висцеральная ветвь (ramus visceralis), состоящая из афферентных и эфферентных висцеральных волокон, которая снабжает соседние внутренние органы (пищеварительный канал с его железами и кровеносными сосудами). - сосуды) и помогает формировать симпатическую нервную систему.[448] Соматические афферентные и висцеральные афферентные волокна входят в спинной мозг через дорсальные корешки, соматический эфферент выходит из спинного мозга через вентральные корешки, хотя висцеральные эфферентные волокна проходят через оба корешка. В области парных плавников большее или меньшее количество ветвей брюшка соединяются, образуя плечевое или тазовое сплетение, от которого берут начало нервы, идущие к плавникам.

Черепные нервы.Обычно черепные нервы циклостомов и рыб описывают как состоящие из десяти последовательно расположенных пар, а именно: *обонятельных* (i.), *зрительных* (ii.), *глазодвигательных* (iii.), *вертельных* (iv.), *тройничных* (v.), *отводящих* (vi.), *лицевых* (vii.), *слуховых* (viii.), *языкоглоточный* (ix.) и *блуждающий* (x.) Подобно спинномозговым нервам, черепные нервы в совокупности включают соматические сенсорные (общие кожные) и двигательные волокна, а также висцеральные сенсорные и двигательные волокна, все из которых имеют свои особые центры в головном мозге, но пропорции этих нервных компонентов сильно различаются в разных нервах. Некоторые преоральные нервы (iii, iv и vi) являются исключительно соматическими двигательными; другие (i и ii) являются

специальными сенсорными нервами для органов обоняния и зрения; но большинство других черепных нервов включают в себя несколько компонентов и, следовательно, являются "смешанными" нервами. Помимо этих компонентов, некоторые черепно-мозговые нервы включают также квазинезависимую систему нервных волокон, которые сходятся от определенных кожных органов чувств к независимому центру в продолговатом мозге, *острый клубень*,[449] и, вероятно, являются производными от общей кожной системы нервных компонентов. Такие нервные волокна, включая также слуховой нерв, который берет свое начало из того же центра, составляют *латеральную систему*. Возможно, наиболее поразительной особенностью задних черепных нервов является преобладание висцеральной, или симпатической, системы над соматической. Исключая боковые волокна и относительно небольшое количество соматических сенсорных волокон, висцеральные волокна, сенсорные и моторные, являются основными компонентами всех этих нервов, включая v, но исключая viii. Причину этого следует искать в том факте, что спланхнические или висцеральные мышцы, связанные с челюстями и жаберными дугами, узурпировали место соматических мышц в мышечной системе головы. По причинам развития и другим причинам обонятельный и зрительный нервы выделяются в отдельную категорию, и то же самое можно сказать о третьем, четвертом и шестом нервах, которые иннервируют мышцы глазного яблока. Остальные нервы, все из которых берут свое начало в продолговатом мозге, обладают определенными общими чертами, и поскольку они связаны с жаберными щелями таким образом, что каждый разветвляется над расщелиной, их удобно различать как "*жаберные*" или "*жаберные нервы*". Типичный жаберный нерв состоит из (1) *главного узла* вблизи начала нерва от головного мозга; (2) *главного ствола*, который отходит (3) от соматической сенсорной ветви или *спинного нерва* к коже; (4) от *небного нерва* (висцерального сенсорного) к слизистой оболочке полости рта или глотки; (5) от *эпибранхиального ганглия*, который связан с переходным эмбриональным *эпибранхиальным сенсорным органом.*на дорсальной границе жаберной расщелины; (6) *пребрэнхиальный* нерв (висцеральный сенсорный), огибающий передний край расщелины в ее вентральном направлении; и (7) *постбрэнхиальная* ветвь (висцеральный двигательный), аналогично связанная с задним краем.

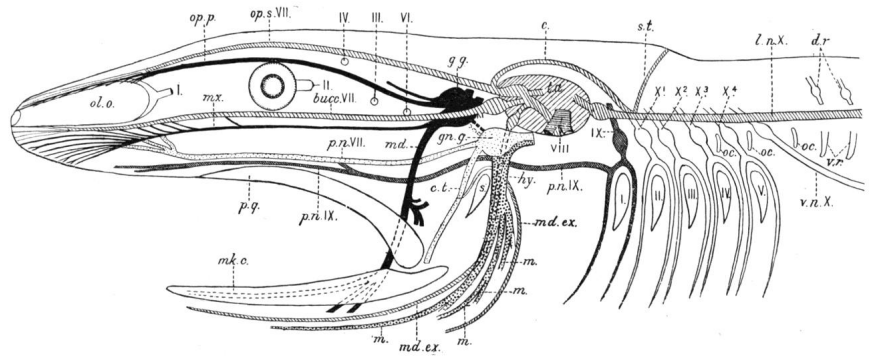


Рис. 218.— Схема, показывающая основные ветви черепных нервов у Рыбы: *mk.c*, хрящ Меккеля; *ol.o*, орган обоняния; *p.q*, небно-квадратная часть; *s*, дыхальце; i-v, жаберные щели; i, ii, iii, iv, vi, первый, второй, третий, четвертый и шестой черепные нервы. Остальные нервы затенены по-разному. *Черный*.—Тройничный нерв: *g.g.*, Гассеров ганглий; *md*, нижняя челюсть; *mx*, верхняя челюсть; *op.p*, глубокий глаз. *Косая штриховка*.—Латеральная система и ее центр (*t.a*), острый бугорок: *bucc.*vii, буккальная ветвь vii; *md.ex*, наружные нижнечелюстные ветви vii; *l.n.*x, латеральный нерв с его

надвисочной ветвью (*s.t.*) и его спаечным соединением (*c*) с *op.s.*vii, поверхностной глазной мышцей vii; viii - слуховой нерв. *Пунктир*.—Собственно лицевой, включая *c.t*, барабанную перепонку; *gn.g*, коленчатый ганглий; *hy*, нижнечелюстной с его двигательными ветвями *m*, *m*, *m*; *p.n.*vii., небный. *Темно-серый*.—Языкоглоточный (ix) с его пре- и постбрюшинными ветвями и небным нервом, *n.n.*ix; анастомозирующий с небной ветвью vii (анастомоз Якобсона). *Белый*.—Блуждающий нерв: x^{1-4}, жаберные нервы, имеющие ганглии и разветвляющиеся над расщелинами ii-v; *v.n.*x, висцеральный нерв; *oc*, затылочно-спинномозговые нервы; *d.r* и *v.r*, спинные и вентральные корешки первых двух спинномозговых нервов. (Слегка изменено после Видерсхайма.)

Первые шесть черепных нервов напоминают нервы высших черепных коробок по способу их происхождения из мозга, физиологической природе составляющих их волокон и по их периферическому распределению, и поэтому о них нет необходимости упоминать здесь специально. Основные ветви пятого, или *тройничного* нерва, показаны на рис. 218. Сравнивая этот нерв с типичным жаберным нервом, может показаться, что *глубокий* и *поверхностный глазные нервы* являются спинными нервами; *верхнечелюстной* и *нижнечелюстной*, пред- и постбрюшинные ветви, соответственно, по отношению к модифицированной жаберной щели, которая образует рот, в то время как ветвь, ведущая к поверхности рта, представляет собой *небный* нерв. Наиболее важные из отличительных особенностей черепных нервов Рыб следует искать в отношении нервов vii, ix и x. к жаберным расщелинам, а также в боковой системе нервных компонентов и ее связи с органами чувств боковой линии. Седьмой, или *лицевой* нерв, является исключительно интересным нервом. Помимо обычных компонентов типичного жаберного нерва, некоторые из его так называемых ветвей полностью или в значительной степени происходят из боковой системы. По этой причине можно сказать, что нерв состоит из двух частей: *собственно лицевого*, или тех волокон, которые образуют лицевой нерв у черепных костей, дышащих воздухом, и *боковых ветвей*, которые иннервируют исключительно органы чувств боковой линии и поэтому характерны для водных форм. Собственно лицевой ганглий (*лицевой или коленчатый ганглий*) расположен на его корне, и при входе в глазницу после прохождения стенки черепа он отдает *небный* нерв. Непосредственно над дыхальцем от главного ствола отходит *предбрюшинный* нерв, представляющий *барабанную перепонку* млекопитающих, и проходит вентрально по отношению к передней стенке дыхальца до своего окончательного распределения в стенках полости рта. Главный ствол, который теперь называется *подъязычной ветвью*, затем проходит вентральным путем позади дыхальца в качестве постбрюшинного нерва, и некоторые из его преимущественно двигательных ветвей, которые проходят вниз в соединении с подъязычной дугой, снабжают мышцы этой дуги, а при наличии крышечной мышцы - и оперкулярные мышцы. Латеральная часть лица включает следующие основные ветви, каждая из которых может иметь ганглий на своем корне: (1) *поверхностный глазничный нерв*; (2) *буккальный нерв* с его *ответвлением*; и (3) *наружные нижнечелюстные* нервы, которые проходят в подъязычной ветви. Добавление большого *бокового* нерва, который обычно описывается как боковая ветвь десятого нерва, и восьмого или *слухового* нерва, который снабжает орган слуха, завершает перечисление основных факторов боковой системы. Девятый, или *голосоглоточный* нерв, возможно, наиболее типичный из всех жаберных нервов, имеет пре- и постбанхиальные ответвления, которые окружают подъязычно-жаберную щель. Его небный нерв обычно проходит вперед и анастомозирует с соответствующей ветвью седьмого нерва, образуя таким образом соединение (*анастомоз Якобсона*) между двумя черепными нервами. У некоторых упругожелезных и костистых животных волокна,

происходящие от дорсальной ветви девятого нерва, иннервируют несколько органов чувств латерального сенсорного канала головы, и, следовательно, этот нерв иногда содержит латеральные волокна. Десятый, или *блуждающий* нерв, представляет собой сложный нерв. Помимо большого латерального нерва, обычно связанного с ним, *блуждающий нерв* включает в себя столько типичных жаберных нервов, сколько жаберных щелей позади подъязычно-жаберной щели, а у эласмобранчей и у *химер* эти нервы имеют независимое происхождение от продолговатого мозга. Каждый нерв имеет типичную структуру, ганглиозный ствол, который разветвляется над жаберной щелью на обычные пре- и постбрэнхиальные ветви, а небные ветви отходят к стенкам глотки. В Дипнои боковой нерв соединен с поверхностной глазничной ветвью седьмого нерва посредством связочного нерва, который изгибается поперек внешней поверхности слуховой капсулы. Несколько аналогичный анастомоз также имеется у *Петромизона*. *Блуждающий нерв* также включает в себя большую *ветвь кишечника*, которая у эласмобранксов, во всяком случае, имеет отчетливый ганглиозный корешок. Нерв образует характерные сплетения на пищеводе и желудке, а у циклостомов его ветви могут простираться почти по всей длине кишечника. У ганоидов и костистых костей есть интересный нерв, известный как "*lateralis accessorius*". Это сложный нерв, который обязан своим образованием соединению соматических сенсорных волокон, последовательно отходящих от дорсальных ветвей v, vii, ix и x нервов, а также от соответствующих ветвей различного числа спинномозговых нервов. Более тонкие ветви нерва проходят по коже одного или нескольких плавников, или даже, как у *гадуса*, по всем плавникам, особенно по многочисленным "концевым почкам", которые присутствуют на этих органах. У многих рыб различное количество передних спинномозговых нервов (*остно-затылочных*) пронизывают затылочную область черепа. Вероятно, они представляют собой вентральные корешки только обычных спинномозговых нервов этой области.

Органычувств

Кожные органы чувств.Эти органы, наиболее примечательные и, безусловно, наиболее характерные из органов чувств круглозубых и рыб, представляют собой почковидные группы эпидермальных клеток по отношению к концам чувствительных нервных волокон. Каждый состоит из центрального ядра сенсорных клеток, снабженного концевыми кутикулярными чувствительными волосками и окруженного зоной поддерживающих и секретирующих слизь клеток, которые оставляют волоски открытыми на верхушке бутона. Можно выделить два вида этих органов, которые различаются по своей иннервации и своему положению в коже. Из этих двух так называемые *концевые почки* являются более примитивными. Они занимают поверхностное положение в эпидермисе, и их чувствительные клетки такие же длинные, как и поддерживающие клетки. Они присутствуют в циклостомах и эласмобранхах, и особенно в костистых, где они неравномерно распределены по поверхности тела, на плавниках, губах и усах, а также в эпителии рта и глотки. У двуполых они ограничены ротовой полостью, а у высших черепных костей становятся вкусовыми сосочками.[450] Их соматические сенсорные нервы[451] происходят от vii, ix и x черепных нервов и латерального вспомогательного. Во втором типе, обычно называемом "*нервные возвышения*", сенсорные клетки короче поддерживающих клеток, и они всегда иннервируются боковой системой. При первом развитии у эмбриона они довольно поверхностны, как концевые почки, но позже эпидермис, в котором они находятся, опускается внутрь, образуя ряд углублений, закрытых мешочков, трубочек,

открытых бороздок или закрытых каналов. *Ямки-органы*, столь многочисленные на голове и туловище костистых (рис. 220), представляют собой простые эпидермальные ямки с впадающими нервными возвышениями, расположенные группами или линиями (дополнительные боковые линии) или распределенные неравномерно. "*Лопаточные сосочки*" эласмобранчей представляют собой ямкообразные органы, в которых отверстие ямки сокращено до щели. Более глубоко расположенные *пузырьки Сави* на вентральной поверхности торпеды и *нервные мешочки* ганоидов представляют собой аналогичные органы, преобразованные в закрытые мешочки и отделенные от остальной части эпидермиса. *Ампулы Лоренцини* или слизистые каналы, которые находятся четко расположенными группами на боковой и верхней поверхностях головы у эласмобранчей, возможно, можно сравнить с ямчатыми органами, расширяющимися внутрь с образованием подкожных трубочек, каждая из которых заканчивается радиально-перегородчатым расширением камеры или ампулой, содержащей группы сенсорных клеток.

Помимо более диффузно разбросанных органов чувств, есть и другие, которые располагаются определенными линиями по бокам тела и на голове и, заключенные в бороздки или закрытые каналы, составляют весьма характерную *систему боковых линий* циклостомов и рыб.[452] Орган слуха также должен быть включен в качестве специализированной части этой системы. Оба органа иннервируются боковой системой, и оба возникают из общего зачатка в эмбриональном эпидермисе на месте будущего органа слуха. Этот рудимент растет назад вдоль боковой поверхности тела в виде пучка клеток, дифференцирующихся от эпидермиса, а также вперед, где вскоре делится на зачатки будущих надорбитальных и инфраорбитальных каналов. Органы чувств дифференцированы через определенные промежутки времени вдоль линии спинного мозга; и в теле, но не на голове, они часто демонстрируют сегментарное расположение. Затем каждый орган чувств погружается в короткую эпидермальную бороздку, которая при последующем смыкании губ превращается в канал, отделяющийся от эпидермиса. Затем короткие каналы становятся непрерывными, оставляя, однако, первичную пору, открывающуюся наружу между каждыми двумя последовательными каналами, и в результате получается непрерывный канал с органами чувств, встроенными в его эпидермальную выстилку и соединенными с внешней средой порами через определенные промежутки времени (рис. 219).[453] Окружение каналов чешуйками боковой линии туловища или специальными дренажными трубками-косточками на голове, и дихотомическое разделение первичных пор на группы поверхностных пор завершают эволюцию системы в ее более продвинутом состоянии.

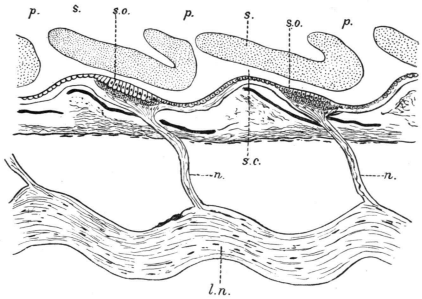


Рис. 219.— Вертикальный продольный разрез через латеральный канал *Amia calva*. *l.n*, боковой нерв с его ветвями, *n*, *n*, к органам чувств, *s.o*, *s.o*; *p*, *p*, *p*, наружные поры; *s.c*, сенсорный канал; *s*, *s*, чешуйки боковой линии. (В конце концов, из Видерсхайма.)

Как правило, система боковых линий состоит из определенных каналов или бороздок, обычно, но не всегда непрерывных, и определяется их иннервацией: (i.) *боковой канал*, проходящий вдоль боковой части тела и задней части головы и снабжающий органы чувств большим боковым нервом (рис. 220); (ii.) *надорбитальный канал*, проходящий вперед над глазом и иннервируемый поверхностной глазничной ветвью лицевого нерва; (iii.) *инфраорбитальный канал*, снабжаемый большим боковым нервом. щечная и отечная ветви того же нерва; и (iv) *подъязычно-нижнечелюстной* или *оперкуло-нижнечелюстной канал*, расположенный на внешней стороне подъязычной области и оттуда продолжающийся вниз и вперед по отношению к нижней челюсти и иннервируемый наружными нижнечелюстными ветвями лицевого нерва. Подъязычно-нижнечелюстной канал иногда отличается от других каналов, как у эласмобранксов и некоторых костистых (рис. 220); а у некоторых североамериканских силуроидов то же самое можно сказать и о надорбитальном. Но, как правило, инфраорбитальный канал продолжается сзади как латеральным, так и надорбитальным каналами, в то время как подъязычно-нижнечелюстной канал присоединяется к инфраорбитальному, или, в исключительных случаях, к надорбитальному каналу. Поперечные комиссуральные каналы часто соединяют латеральные и надорбитальные каналы противоположных сторон по дорсальной поверхности головы, и соответствующие инфраорбитальные и подъязычно-нижнечелюстные каналы также могут быть непрерывными на конце морды или в симфизе нижней челюсти.

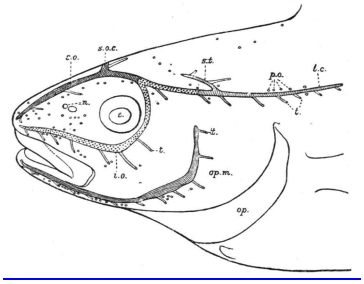


Рис. 220.—Сенсорные каналы левой стороны головки *Gadus virens*. *e*, глаз; *i.o*, инфраорбитальный канал (пунктир); *l.c.*, латеральный канал (косая штриховка); *n*, носовые отверстия; *op*, крышечка; *op.m*, крышечно-нижнечелюстной канал (продольная штриховка); *p.o*, ямковые органы; *s.o*, надорбитальный канал (перекрестно заштрихованный); *s.o.c*, надорбитальная спайка; *s.t*, надвисочная ветвь; *t.t.*, канальцы, с помощью которых каналы сообщаются с внешней средой. (От Коула.)

На всем своем протяжении каналы сообщаются с внешней средой порами, или короткими каналами, заканчивающимися порами, или разветвленными каналами, заканчивающимися группами пор. У циклостомов[454] система боковой линии представлена ямчатыми органами, расположенными, как у рыб, и иннервируемыми истинным боковым нервом. У некоторых эласмобранксов боковой канал ствола представлен открытой бороздкой, защищенной краевыми зубчиками. *Химера* в этом отношении еще примитивнее, поскольку на голове, как и на теле, органы чувств расположены в открытых бороздках. Среди рыб эти органы наиболее примитивны у двукрылых, где они сохраняют свое поверхностное положение в эпидермисе. В телеостомах боковые каналы перфорируют чешуйки боковой линии, и через

определенные промежутки времени они открываются наружу простыми или множественными порами, которые перфорируют чешуйки. На голове они более или менее полностью заключены в специальные косточки, которые либо остаются отдельными, либо срастаются с некоторыми соседними кожными или хрящевыми костями черепа. Использование органов боковой линии определенно неизвестно. Они встречаются только у рыб и амфибий, и поскольку слепые рыбы способны с наибольшей легкостью обходить препятствия при плавании, возможно, что эти органы позволяют их обладателям распознавать волнообразные движения в воде в форме рефлекторных волн от соприкасающихся поверхностей или предметов.[455] Об их глубокой древности свидетельствует их существование у большинства гетерострациев, а также у антиархов и артродир, хотя у остеострациев они еще не обнаружены.

Органы слуха.—В своем более типичном состоянии каждый слуховой орган состоит из перепончатого мешка, или преддверия, частично суженного в верхнюю часть, или утрикулус, и нижнюю, или мешочек (рис. 221, А). С утрикулюсом соединены три полукружных канала, два из которых расположены вертикально и под прямым углом друг к другу, а третий горизонтален. Один конец каждого канала расширен в ампулу. Тонкая трубка, эндолимфатический проток, выходит из мешочка и заканчивается мешковидной опухолью, эндолимфатическим синусом, который, по-видимому, представляет собой часть эмбриональной эпидермальной инволюции, из которой формируется слуховой орган. Меньший мешковидный вырост из мешочка, *лагена*, соответствует улитке высших позвоночных. Эпидермальная оболочка этой системы полостей дифференцирована в участки или гребни сенсорных клеток (пятна или кристы), разделенные поддерживающими клетками и иннервируемые концевыми ветвями слухового нерва. В каждой ампуле имеется заостренная криста; а заостренные пятна присутствуют в утрикуле, мешочке и лагене. Жидкость, *эндолимфа*, заполняет все полости, и аналогичная жидкость, или *перилимфа*, занимает пространства в периотической капсуле, в которых расположены различные камеры. Среди наиболее заметных отклонений от этого типа органа слуха Циклостома *Миксин*, по-видимому, имеет всего один полукруглый канал с ампулой на каждом конце, а преддверие представляет собой простой мешок (рис. 221, Б). *Петромизон* имеет два канала, но не имеет горизонтального канала. У эласмобранксов, включая *химеру* (С), эндолимфатический проток сохраняет свою примитивную связь с внешней средой посредством поры на дорсальной поверхности головы. У двуперстных (например, у *протоптеруса*) парные эндолимфатические синусы разделяются на ряд ветвей слепой кишки, содержащих отолиты, которые сходятся и переплетаются над четвертым желудочком (рис. 217).[456] Отолиты либо в виде мелких, связанных слизью известковых частиц, как у эласмобранклий, либо в виде массивных твердых конкрементов у костистых, присутствуют в чувствительных областях утрикулюса, мешочка и лагена.

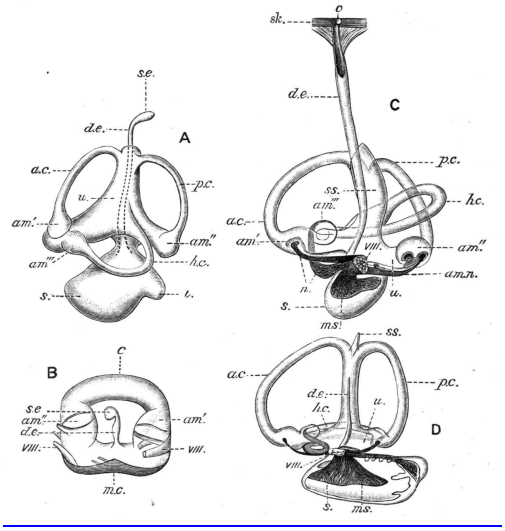


Рис. 221.—Органы слуха рыб. **A** - типичная рыба; **B** - *миксин*; **C** - *химера*; и **D** - *Перка*. *a.c* - передний канал; *am*', *am*", *am*'", ампулы; *am.n* - нервы к ампулам; *c* - полукружный канал (в *миксине*); *d.e* - эндо-лимфатический проток; *h.c.* горизонтальный канал; *l*, лагена; *mc*, острое пятно; *m.s*, острое пятно мешочка; *n*, нервы к ампулам; *o*, наружное отверстие эндо-лимфатического протока; *p.c*, задний канал; *s*, мешочек; *s.e*, эндо-лимфатический синус; *sk*, поверхностная кожа; *s.s*, верхняя пазуха; *u*, утрикулюс; viii, слуховой нерв . (Из Видерсхайма, в честь Ретциуса.)

У немногих морских и большого числа пресноводных костистых орган слуха вступает в более или менее тесную связь с воздушным пузырем одним из трех различных способов.

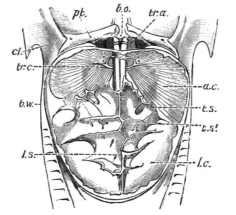


Рис. 222.— Полость воздушного пузыря силуроида (*Macrones nemurus*), обнаженная путем удаления его вентральной стенки. *a.c*, передняя камера; *b.o*, основание затылочной кости; *b.w*, стенка тела, здесь сведенная к наружной коже; *cl*, ключица; *l.c*, латеральная камера; *l.s*, продольная перегородка; *pt*, задневисочная; *tr.a*, передняя часть трипуса ; *tr.c*, серповидная часть трипуса; *t.s*, поперечная перегородка; *t.s*', более короткая поперечная перегородка. (От Бриджа и Хэддона.)

Первый и простейший заключается в присоединении концов пары отростков слепой кишки от воздушного пузыря к наружным поверхностям фиброзных оболочек, которые закрывают пару пустот во внешних костных стенках периотических капсул, при этом внутренние поверхности омываются перилимфой, окружающей слуховые органы. Этот метод характерен для некоторых Serranidae, Berycidae, Sparidae, Gadidae и Notopteridae,[457] и, вероятно, для Hyodontidae. Во втором способе, примерами которого являются некоторые виды клювовидных (*например,* сельдь, сардина и т.д.), периотические пустоты открыты, а не закрыты, и мешковидные концы трубчатых отростков воздушного пузыря фактически

соприкасаются с выступающими выростами из утрикулюса.[458] Третий метод, безусловно, наиболее сложный, заключается во вмешательстве ряда подвижно соединенных "веберовских" косточек, из которых самая задняя с каждой стороны (tripus) вставляется в дорсальную стенку воздушного пузыря (рис. 223), в то время как передняя (scaphium) образует внешнюю стенку срединного обратного продолжения (sinus impar) перилимфосодержащих пространств, окружающих два слуховых органа. Это, в свою очередь, включает аналогичное срединное продолжение (эндолимфатический синус) от двух субмозговых эндолимфатических протоков (рис. 223).[459] Этот сложный механизм присутствует у карповых, силурид, харацинид и гимнотид; и, следовательно, термин "Ostariophysi"[460] как собирательное название этих семейств.[461] Физиологический *смысл существования* связи между воздушным пузырем и органом слуха пока нельзя считать удовлетворительно определенным. Возможно, как полагал Вебер, что это может быть вспомогательной функцией слуха путем передачи в ухо звуковых волн, ударяющихся о поверхность тела и воздействующих на газы в воздушном пузыре.[462] С другой стороны, с возможно большей вероятностью можно утверждать, что связь существует с целью передачи в ухо раздражителей из-за различной степени растяжения воздушного пузыря, которые, как можно предположить, естественным образом вызываются колебаниями гидростатического давления, с которыми Рыба сталкивается в ходе своей ловли. подъем или спуск в воде.[463] Независимо от того, рассматривается ли это как дополнение к слуху или как средство регулирования расширения воздушного пузыря, физиологическая ценность соединения должна быть значительной, и в этом отношении, по крайней мере, важно, что веберовский механизм характерен для доминирующих семейств пресноводных костистых в настоящее время.[464]

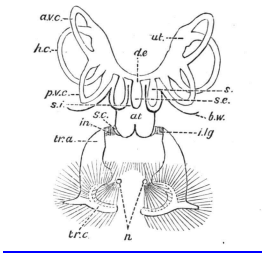


Рис. 223.— Схема, показывающая веберовы косточки и их связь с ухом и воздушным пузырем. *в* - предсердие, продолжение внутренней пазухи; *a.v.c.*, передний вертикальный канал; *b.w.*, костная стенка периотической капсулы; *d.e.*, соединенные срединно эндолимфатические протоки; *h.c.*, горизонтальный канал; *в*, интеркалярии, третья косточка, вложенная в связку (*i.lg*), соединяющую скафиум с трипусом; *n*, костные узелки по бокам от сложного центра позвонка; *p.v.c*, задний вертикальный канал; *s*, мешочек; *sc*, скафиум; *s.e*, эндолимфатический синус; *s.i*, синус impar; *tr.a*, *tr.c*, передняя и серповидная части трипуса; *ut*, utriculus. Радиальные линии представляют волокна дорсальной стенки воздушного пузыря. (От Бриджа и Хэддона.)

Органы обоняния.Эти органы, по сути, представляют собой пару ямкообразных выступов кожи на вентральной стороне головы перед ртом, эпидермис, выстилающий их, дифференцирован в сенсорные клетки, разделенные поддерживающими клетками, и связан с обонятельными долями мозга обонятельными нервами.

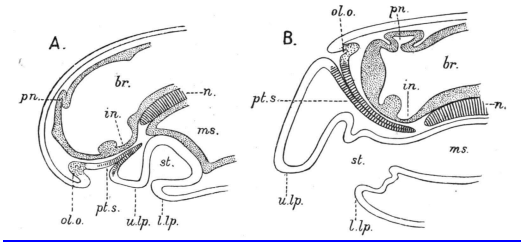


Рис. 224.— Две стадии развития органа обоняния и инволюции гипофиза у *Петромизона*. **A** - более ранняя стадия, **B** - гораздо более поздняя. *br*, головной мозг; *in*, фундибулум; *l.lp*, нижняя губа; *ms*, брыжейка; *n*, хорда; *ol.o*, орган обоняния; *pn*, шишковидное тело; *pt.s*, гипофизарный мешок; *st*, устье; *u.lp*, верхняя губа. (От Паркера и Хасвелла, в честь Дорна.)

Циклостоматы уникальны среди черепных костей по внешне непарному состоянию органа обоняния и по его замечательной связи с инволюцией гипофиза. У эмбриональной миноги срединная и вентральная обонятельные ямки смещены внутрь при инвагинации гипофиза, так что первая появляется как дорсальный вырост из последней, и у них обоих есть общее наружное отверстие, носогипофизарное отверстие (рис. 224). Позже необычайный рост верхней губы вперед, образующий свод щечной воронки, приводит к смещению назогипофизарной инволюции и ее отверстия в конечное положение на дорсальной стороне головы. Именно из-за этого дорсального смещения, как мы увидим, слепая кишка гипофиза достигает вентральной поверхности мозга, перфорируя основание черепа сверху, а не снизу, как во всех других черепных коробках. Гипофиз отщипывается с дорсальной стороны назогипофизарной инволюции. У взрослой миноги орган обоняния выглядит как круглый мешочек, разделенный срединной перегородкой на две боковые камеры (рис. 225), выстилающий эпителий которого приподнят в виде выступающих гребней. Позади мешка инволюция гипофиза продолжается в обратном направлении под мозгом и, пройдя бази-черепной родничок, расширяется в просторный тупик и заканчивается на дорсальной стороне глотки, под передним концом хорды. У *миксина* инволюция гипофиза заканчивается открытием в глотку.

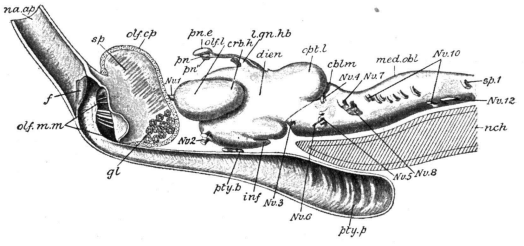


Рис. 225.Вид сбоку головного мозга *Петромизона* с разрезом органа обоняния и слепой кишки гипофиза. *cblm*, мозжечок; *crb.h*, полушарие головного мозга; *dien*, таламенцефалон; *f*, складка носовой трубки; *gl*, носовые железы; *inf*, нижняя луковица; *l.gn.hb*, левый узловой узел; *med.obl*, продолговатый мозг; *na.ap*, носогипофизарное отверстие; *n.ch*, хорда; *Nv*^{1}-*nv*^{10}, черепные нервы; *Nv*^{12}, первый вентральный спинномозговой нерв; *olf.cp*, обонятельная капсула; *olf.l*, обонятельная доля; *olf.m.m*, слизистая оболочка обоняния; *opt.l*, доля зрительного нерва; *pn*, шишковидное тело; *pn'*, нижнее шишковидное тело; *pn.e*, теменной глаз; *pty.b*, гипофиз; *pty.p*, тупик гипофиза; *sp*, срединная перегородка обонятельного мешка; *sp*^{1}, первый спинной спинномозговой нерв. (От Паркера и Хасвелла, в честь Олборна и Кениша.)

Очевидно, моноринальность циклостом, вероятно, является вторичным приобретением. На самой ранней эмбриональной стадии, на которой заметны какие-либо следы органа обоняния, имеется срединное утолщение эпидермиса, возможно, рудимент какого-то более древнего органа чувств, сравнимого, возможно, с так называемым органом обоняния Amphioxus; с каждой стороны от него есть боковые утолщения, зачатки парных органов.[465] Затем три утолщения, или "плакоды", погружаются внутрь, образуя обонятельную ямку. Частичное разделение органа взрослого человека вертикальной перегородкой и наличие двух обонятельных нервов указывают на тот же вывод.[466]Все рыбы обладают органами обоняния, которые, очевидно, парные. У Elasmobranch и Dipnoi они сохраняют свое примитивное брюшное положение. Многие акулы и рыбы-собаки обладают ороно-носовой бороздкой, ведущей от каждого органа обоняния к соответствующему углу рта. Дипнои продвигаются на ступеньку дальше, и благодаря превращению бороздок в короткие каналы обонятельные ямки сообщаются со ртом настоящими внутренними ноздрями, как у высших позвоночных. У взрослых особей существующих телеостоми отверстие каждого органа обычно разделено на два из-за роста поперек него кожной складки, и два отверстия поворачиваются наружу и вверх к боковой или верхней поверхности морды. Из двух ноздрей задняя, вероятно, соответствует наружной ноздре, а передняя - внутренней. Иногда каждый орган обоняния имеет только одно отверстие. У кроссоптеригий и у некоторых костистых ноздри становятся трубчатыми. Эпителий, выстилающий обонятельные ямки, обычно образуется в виде гребней, расположенных продольно или поперечно, или в виде радиусов, отходящих от центральной точки крыши. У многих костистых каждый орган обоняния продолжается назад в один или два мешочка, носовые мешочки, которые являются либо простыми резервуарами, либо железистыми и выделяющими слизь. У вида китайской камбалы (*Cynoglossus semilaevis*) два мешочка, по одному от каждого органа обоняния, соединяются над небом в общий срединный мешок, а у одного уникального экземпляра последний сообщается со ртом большим носоглоточным отверстием.[467]

Глаза.—По основному строению глаза циклостомов и рыб напоминают глаза высших черепных. Однако, как правило, у рыб они относительно крупнее, а хрусталик имеет шаровидную форму, а роговица несколько более плоская. Ресничные отростки и цилиарные мышцы отсутствуют. Поскольку глаза почти всегда расположены боком, вполне вероятно, что монокулярное зрение является правилом. У костистых костей и у *Amia* "сосудистая железа", состоящая из массы капиллярных кровеносных сосудов, окружает зрительный нерв снаружи сетчатки и получает кровь из выводящей артерии псевдоотростка (рис. 226). У большинства телеостоми, но не у циклостом, эласмобранчей и Дипнои, имеется своеобразное продолжение сосудистой оболочки, известное как "соколиный отросток", которое проходит через стекловидное тело к внутренней поверхности хрусталика, где заканчивается расширением, "колокольчатой раковиной" (рис. 226). Аккомодация к зрению на разном расстоянии осуществляется не изменениями выпуклости хрусталика, а изменением его положения относительно сетчатки, по-видимому, вызванным сокращением специальной мышцы-ретрактора.[468] Некоторые океанические пелагические костистые примечательны своими любопытными телескопическими глазами в форме коротких выступающих цилиндров, каждый из которых заканчивается сильно выпуклой роговицей (рис. 227).[469] Глаза направлены либо вверх, либо вперед, и, поскольку их длинные оси параллельны в любом положении. Вполне вероятно, что эти Рыбы способны к бинокулярному зрению. У молоди некоторых костистых особей, обитающих в Антарктическом и Индийском океанах, большие глаза расположены на концах необычайно длинных черешков, отходящих по бокам головы.

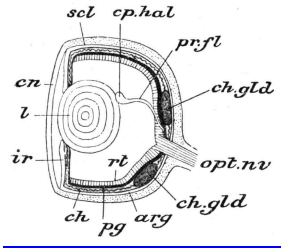


Рис. 226.— Вертикальный разрез глаза *Сальмо фарио* (полудиаграмма). *arg*, Argentea; *ch*, сосудистая оболочка; *ch.gld*, сосудистая железа; *cn*, роговица; *cp.hal*, campanula Halleri; *ir*, радужная оболочка; *l*, хрусталик; *opt.nv*, зрительный нерв; *pg*, пигментный слой; *pr.fl*, соколиный отросток; *rt*, сетчатка; *scl*, склеротический . (От Паркера и Хасвелла.)

У квазипаразитического циклостома, *миксина*, и у многих костистых, принадлежащих к совершенно разным семействам, которые обитают на больших глубинах моря или в подземных водах, глаза страдают от неиспользования и дегенерируют по структуре. Влияние глубоководной среды обитания на глаза рыб несколько различно. Глаза часто маленькие. Некоторые абиссальные рыбы полностью слепы, и никаких внешних следов глаз не видно (рис. 430). У таких рыб компенсация часто обеспечивается необычайным развитием органов осязания в виде длинных усиков или тянущихся нитей, происходящих от срединных или парных плавников (рис. 371, Б). Многие глубоководные формы обладают глазами нормального размера или даже исключительно большими глазами, вероятно, потому, что либо они время от времени мигрируют к поверхности, либо обладают фосфоресцирующими органами и способны видеть с помощью света, который они сами излучают. Слепой силуроид (*Amiurus nigrilabris*) часто обитает в пещерных ручьях Пенсильвании, и у многих представителей того же семейства, обитающих в мутных водах, очень маленькие или даже крошечные глаза. Один из бычков (*Typhlogobius*),[470] который зарывается в песок или встречается под камнями в норах роющего Краба на побережье Калифорнии, также слепой. Среди других слепых рыб можно упомянуть *Amblyopsis* и *Typhlichthys* (Amblyopsidae)[471] и *люцифугу* (Zoarcidae), первые две обитают в пещерных ручьях Северной Америки, в то время как третья имеет аналогичную среду обитания на Кубе. Когда глаза дегенерируют, они уменьшаются в размерах и отступают от поверхности. Хрусталик и радужная оболочка полностью или частично исчезают, и хотя в целом это можно распознать, сетчатка теряет некоторые из своих характерных слоев, или последние сформированы лишь несовершенно. У *миксина* отсутствуют даже глазные мышцы.

Веки рыб представляют собой немногим более чем краевые складки кожи, способные практически не двигаться и оставляющие глаза в основном открытыми. У некоторых акул есть третье веко, или "мигающая перепонка", в переднем углу глаза. Слезные железы неизвестны.

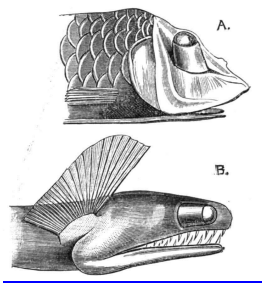


Рис. 227.— Телескопические глаза *Opisthoproctus soleatus*, Vaill. (**A**) и вида из нового семейства костистых из Индийского океана (**B**). Нат. размер. (Из Чун.)

Теменной глаз.—Только у циклостомов эта структура может претендовать на то, чтобы рассматриваться как орган зрения. У миноги (рис. 228) теменной глаз представляет собой слегка уплощенный пузырек, лежащий непосредственно над шишковидным пузырьком и соединенный тонкой ножкой или нервом с правым узловым узлом. Дорсальная или более внешняя половина пузырька двувыпуклая и образует "пеллюциду", в то время как внутренняя половина, или сетчатка, как говорят, состоит из поддерживающих клеток с вкраплениями глубоко пигментированных клеток органов чувств и ганглиозных клеток.[472] Внешняя кожа над теменным глазом у живого животного частично прозрачна.

У многих древнейших известных Рыб, таких как остракодермы, антиархии и крестокрылые остеолепиды, имеются признаки существования либо одного, либо двух срединных органов чувств на верхней поверхности черепа в форме одного или двух отверстий, или полых выступов, или ямкообразных борозд, или углублений, но, как правило, когда присутствует один из них, другой отсутствует. Вполне вероятно, что обе эти структуры были связаны с органами чувств, из которых одна могла быть теменным глазом, а другая - шишковидной железой. Некоторые костистые (*например,* многие глубоководные скопелиды) имеют прозрачный, выпуклый, похожий на роговицу выступ на верхней поверхности головы, который может быть связан с одним из этих особых органов.[473]

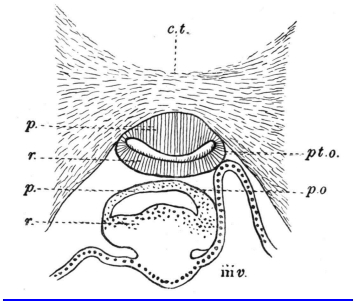


Рис. 228.— вертикальный разрез теменного глаза и шишковидного пузырька *Petromyzon marinus*. *c.t*, соединительная ткань; *p*, пеллюцида; *p.o*, шишковидный орган; *pt.o*, теменной глаз; *r*, сетчатка; iii *v*, третий желудочек. (Из Видерсхайма, после Студнички.)

ГЛАВА XV

ПОЧКИ И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ—РАЗМНОЖЕНИЕ

Почки и репродуктивные органы настолько тесно связаны, что необходимо работать с ними вместе. Оба органа представляют собой специализированные части целома и его эпителиальной оболочки. **Почки** представляют собой, по существу, ряд трубчатых и

вначале расположенных сегментарно выростов из целома (урокоэле), которые приобретают связь с внешней средой, в то время как гонады происходят из локальных модификаций целомического эпителия. На очень ранней эмбриональной стадии каждая боковая половина целома представляет собой три хорошо выраженных отдела: (1) ряд дорсальных частей ("миоцелов"), полостей миотомов или мышечных сегментов; (2) продольно непрерывный несегментированный участок, простирающийся вокруг пищеварительного канала, "вентральная целома"; и (3) серия промежуточных трубчатых участков или "нефротомов", каждый из которых ведет от миоцеле к вентральной целоме (рис. 229, A). Основные компоненты почек, уроцеллы или почечные канальцы, образуются из нефротомов. В своем типичном состоянии каждая почка состоит из трех частей, которые в соответствии с их эмбриологической и эволюционной последовательностью называются "пронефрос", "мезонефрос" и "метанефрос". Пронефрос, личиночная или временная почка, формируется из ограниченного числа нефротомов непосредственно за головкой. Из каждого нефротома образуется полый трубчатый отросток, который растет по направлению к боковой поверхности тела, а затем соединяется со своими собратьями с той же стороны, образуя главный продольный проток — "архинефрический" или "пронефрический проток" (рис. 229, A, рис. 230, A). Этот проток растет в обратном направлении, пока не откроется в клоаку.[474]

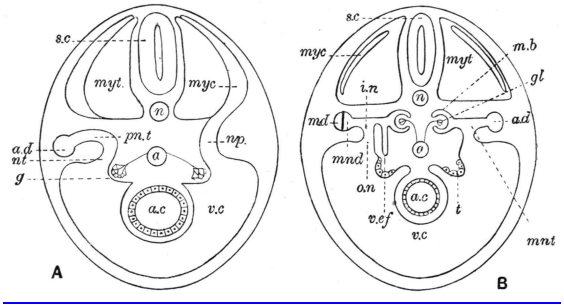


Рис. 229.— Схематические поперечные срезы черепа эмбриона, показывающие способ развития пронефроса (**A**) и мезонефроса (**B**). Правая сторона каждого рисунка показывает более раннюю стадию, чем левая. На **B** (левая сторона) показано соединение семявыводящего протока с мезонефрическим канальцем и разделение архинефрического протока на мюллеровы и мезонефрические протоки: *a*, аорта; *a.c*, пищеварительный канал; *a.d*, архинефрический проток; *g*, гломус; *gl*, клубочек; *i.n*, внутренняя нефростома; *mb*, Мальпигиево тело; *md*, мюллеров проток; *mnd*, мезонефрический проток; *mnt*, мезонефрический канальец; *myc*, миоцеле; *myt*, миотомия; *n*, хорда; *np*, нефротом; *nt*, нефростома; *o.n*, наружная нефростома; *pn.t*, пронефрический канальец; *s.c.*, спинной мозг; *t*, семенники; *v.c.*, вентральная целома; *v.ef*, семявыводящий канал. (В честь Кингсли и Семона.)

В то же время нефротомы теряют свою связь с мицеломами, хотя они все еще сохраняют свои "нефростомы" или отверстия, через которые они сообщаются с вентральной целомией. При полном развитии пронефрос состоит из нескольких более или менее извитых канальцев, открывающихся на своих внутренних концах в целомудрие посредством мерцательных нефростом, а на своих внешних концах сообщающихся с внешней средой через архинефрический проток. По отношению к пронефросу ответвление от дорсальной аорты образует пучок капиллярных кровеносных сосудов, или "клубочек", напротив нефростом, который выступает в вентральную целому с каждой стороны. Позже позади пронефроса образуется второй ряд гораздо более многочисленных канальцев, которые

составляют мезонефрос. При формировании мезонефрических канальцев нефротомы отсоединяются от миотомов и их миоцелей и, изгибаясь наружу, открываются в архинефрический проток, хотя они никоим образом не способствуют его формированию (рис. 229, Б). Сегментарно расположенные отростки дорсальной аорты заканчиваются пучками капилляров или клубочков, каждый из которых выступает в небольшое мешкообразное расширение мезонефрического канальца, раздвигая перед ним стенку мешка. Таким образом, в соединении с каждым канальцем образуется двустенное "мальпигиево тело", содержащее "клубочек". Впоследствии количество мезонефрических канальцев увеличивается за счет почкования. На вторичных ветвях развиваются новые нефростомы и мальпигиевы тела, и первоначальное сегментарное расположение канальцев становится затемненным. По мере роста новых канальцев и образования кровеносных сосудов, а также соединительной и лимфоидной тканей между ними каждый мезонефрос окончательно принимает вид компактной железы, встроенной в дорсальную стенку целома, с брюшиной, окруженной ее вентральной поверхностью. "Метанефрос", который у высших позвоночных заменяет мезонефрос в качестве функциональной почки, возможно, не представлен у рыб.

Более или менее хорошо развитый пронефрос присутствует у эмбрионов или личинок циклостомов и всех Рыб, но, как правило, он полностью исчезает в ранний период и заменяется мезонефросом. Однако он сохраняется на протяжении всей жизни в миксиноидных циклостомах (рис. 230, Б), и его постоянные нефростомы открываются в полость перикарда.[475] У некоторых костистых пронефрос также сохраняется, как у *Fierasfer* и *Dactylopterus*, а у других орган может полностью не исчезнуть до наступления половой зрелости. Но за этими исключениями мезонефрос является единственной функциональной почкой у взрослых особей циклостомов и у всех Рыб. Что касается характера протока, по которому экскреция мезонефроса выводится наружу, существуют заметные различия в разных черепных коробках. Циклостомы и телеостомы сохраняют ту часть архинефрического протока, в которую открываются мезонефрические канальцы и которая остается после атрофии пронефроса (рис. 230, B, E, F). У эласмобранксов, и, вероятно, также у двуполых, особый мезонефрический проток развивается способом, который будет описан позже (рис. 230, В, Г).

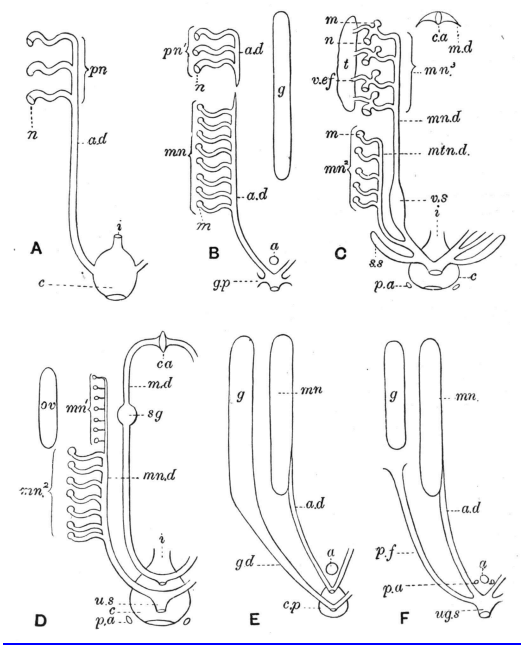


Рис. 230.— Показаны основные модификации почек и репродуктивных органов у циклостомов и рыб. **A**, пронефрос и его проток у эмбриона; **B**, почки и половые поры у *Petromyzon*, рудиментарный пронефрос, представленный как у *Миксина*; **C** и **D**, мочеполовые органы самца и самки Эласмобранча; **E**, костистого самца или самки, или самца *Лепидостеуса*; **F**, самки *Полиптеруса*, *Acipenser*, *Амия* или *Осмерус*. *a*, задний проход; *a.d*, архинефрический проток; *c*, клоака; *c.a*, целомическое отверстие мюллерова протока; *c.p*, кожная ямка; *g*, гонада; *gd*, гонодукт; *g.p.*, генитальная пора; *i*, кишечник; *m.*, мальпигиево тело; *m.d*, мюллерово тело проток; *mn*, мезонефрос; *mn*[1], рудиментарный мезонефрос; *mn*[2], выводная часть мезонефроса ("метанефрос"); *mn*[3], генитальная часть мезонефроса; *mn.d*, мезонефрический проток; *mtn.d*, метанефрический проток; *n*, нефростома; *ov*, яичник; *p.a*, брюшная пора; *p.f*, брюшинная воронка; *pn*, пронефрос; *pn'*, рудиментарный пронефрос; *s.g*, раковинная железа; *s.s*, сперматозоид; *t*, яичко; *ug.s.*, *u.s.*, мочеполовой синус; *v.ef*, vasa efferentia; *v.s.*, семенной пузырь.

У самцов Elasmobranchs некоторые из задних мезонефрических канальцев соединяются, образуя единый главный проток, открывающийся в терминальную часть мезонефрического протока, и эти канальцы и их отдельный проток иногда рассматриваются как метанефрос и метанефрический проток. Мезонефрические нефростомы сохраняются на протяжении всей жизни у нескольких эласмобранксов (*например,* Notidanidae, Heterodontidae, Rhinidae и некоторых Scylliidae), а также у *амий*:[476] у всех других рыб, а также у циклостом, они закрываются в раннем возрасте.

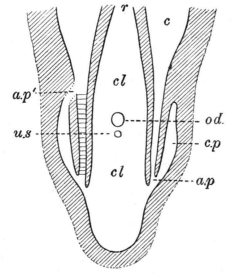


Рис. 231.— Схематический горизонтальный разрез брюшных пор и клоаки Эластобранка. *a.p*, брюшная пора; *c*, целома; *cl*, клоака; *cl.p*, клоачный сосочек; *c.p*, клоачная ямка; *od*, отверстия яйцевода у самок; *r*, прямая кишка; *u.s*, клоачное отверстие мочевого синуса (у самок) или урогенитального синуса (мужчина). У некоторых эласмобранксов брюшная пора открывается у основания клоакального сосочка, как показано на *a.n.*[1]. (Изменено с Bles.)

У многих рыб задняя оконечность целома сообщается непосредственно с внешней поверхностью через "брюшные поры", из которых обычно имеется пара, редко одна пора, расположенная близко к клоакальному или анальному отверстию.[477] У эласмобранксов обычно есть пара, часто на концах пары клоакальных сосочков (рис. 231), но они отсутствуют в некоторых семействах (*например,* Heterodontidae и Rhinidae); и у некоторых Scylliidae (например, *Scyllium canicula*) они очень вариабельны, либо присутствуют, либо отсутствуют с обеих сторон, либо открытая пора присутствует только с одной стороны. Поры присутствуют и парные в кроссоптеригиях, хондростеях и голостеях. У дипноя *Neoceratodus* есть пара пор. *Протоптерус* иногда имеет две поры, открывающиеся в клоаку, но, как правило, они сливаются и имеют единственное наружное отверстие. У *лепидозирена* отсутствуют поры. Брюшные поры редко присутствуют в костях. Однако они существуют в семействе Mormyridae (*Gymnarchus* и нескольких видах *Mormyrus*), а также в семействе Salmonidae,[478] где они столь же необычайно изменчивы у разных видов и особей, как и у Elasmobranch Scylliidae. Использование брюшных пор достоверно неизвестно, если только кишечник тех Рыб, у которых они есть, не продолжает сохранять в какой-то мере свою примитивную выделительную функцию, а поры действуют как выводные протоки. То, что нефростомы являются органами выделения, было показано экспериментально, и стоит отметить, что существует обратная связь между этими структурами и порами брюшной полости, вплоть до того, что, хотя есть несколько рыб (*например*, некоторые эласмобранксы и *амии*), у которых оба сосуществуют, есть много других, у которых наличие нефростом коррелирует с отсутствием пор и *наоборот*.

Мужские и женские **гонады**, семенники и яичники, происходят из целомического эпителия вблизи внутренней или срединной части нефротомов (рис. 229, Б). Здесь эпителий остается столбчатым и вскоре переходит в вентральную целому в виде непрерывного продольного гребня. Вероятно, что сначала измененный эпителий сегментирован в виде ряда "гонотом", но если это так, то последние вскоре должны срастись в непрерывный гребень. Некоторые из эпителиальных клеток увеличиваются, образуя примитивные половые клетки. При развитии яичника части эпителия опускаются внутрь, унося с собой примитивные яйцеклетки. Определенные клетки образуют эпителиальные стенки ряда яйцеклеток, каждая из которых заключает в себе яйцеклетку. По мере увеличения числа и размера завязей зародышевые гребни все больше и больше выступают в целомудрие, пока, по мере созревания завязей, они не становятся подвешенными к его дорсальной стенке с помощью двойной брюшинной складки, "мезоварий" (рис. 156). Семенники развиваются аналогичным

образом, за исключением того, что примитивные половые клетки, которые позже дают начало сперматозоидам, образуют выстилку ряда простых или ампулоподобных канальцев, семенных канальцев, а подвесная складка называется "мезорхием".

Циклостомы имеют гонады в форме непарных органов, простирающихся почти по всей длине целома, но у всех рыб органы в основном парные, хотя в результате слияния или поглощения одной гонады яичники или семенники иногда выглядят как одиночные. Яичники могут быть либо голыми, как у Elasmobranchs, Dipnoi, Crossopterygii и Chondrostei, а также у *Amia* среди голостей; либо, как у *Lepidosteus* и большинства костистых, они заключаются в целомические мешочки. Первое, или "гимнаариозное" заболевание является примитивным; второе, или "кистоариозное", является вторичным и вызывается ростом двух брюшинных складок вокруг яичника и слиянием их краев. В эти целомические мешочки яйцеклеточная или настоящая ткань яичника выступает либо в виде отростков, либо в виде поперечно- или продольно расположенных пластинок или складок (рис. 232, Б). Семенники состоят из семенных ампул, как у эласмобранксов, или из расположенных радиально и иногда плексиформных канальцев, открывающихся в гонодукт, как почти у всех других рыб (рис. 232, А).

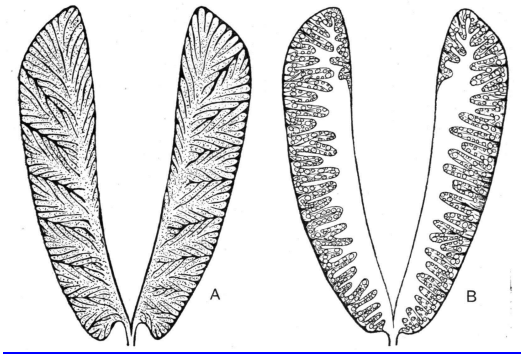


Рис. 232. Диаграммы, показывающие строение семенников (**A**) и яичников (**B**) у сельди. (От Каннингема.)

У циклостомов (например, у *Петромизона*) яйцеклетки и сперматозоиды выводятся из гонад в целом, откуда они выходят наружу через пару "половых пор", ведущих от заднего конца целома в мочеполовой синус, образованный соединенными концами двух архинефрических протоков.[479] *Миксин* имеет, однако, лишь одну срединную пору, открывающуюся в покровную клоаку, которая также принимает ректальное и мочевое отверстия. *Бделлостома* имеет две такие поры, сообщающиеся с аналогичной клоакой.[480]

Природа и гомологии половых протоков у различных групп рыб относятся к числу наиболее загадочных из многих проблем, которые тревожат душу морфолога позвоночных, и хотя по некоторым пунктам существует довольно общее согласие, существуют и другие, имеющие большое значение, о которых можно сказать *"homines, tot sententiae"*.

Вообще говоря, у рыб есть два типа половых протоков: (1) те, которые, очевидно, происходят из какой-либо части почечной системы; и (2) те, которые представляют собой особые протоки и, по-видимому, не связаны с почечными протоками.

Эласмобранхи представляют собой типичный пример гонодуктов первого рода. В ранний эмбриональный период у обоих полов каждый архинефрический проток разделяется в продольном направлении на два протока, из которых один продолжает принимать отверстия мезонефрических канальцев и остается мезонефрическим протоком (рис. 229, Б).[481] Другой, который не связан с мезонефром, открывается кпереди в целомудрие посредством соединенных нефростомов пронефроса и известен как "мюллеровский проток" (рис. 230, B). и D). У взрослого самца мюллеровы протоки являются бесполезными остатками, но у самки они сохраняются и действуют как яйцеводы, принимая яйцеклетки, высвобождающиеся из яйцевидных мешочков яичников, через целомические отверстия и оттуда транспортируя их в клоаку. У мужчин определенные передние мезонефрические канальцы соединяются с ампулами яичек посредством сети тонких канальцев, "vasa efferentia" или тестикулярной сети, и через последнюю сперматозоиды проходят из яичек в мезонефрический проток (рис. 230, B). Следовательно, мезонефрический проток переносит как сперматозоиды, так и почечные выделения в клоаку. Таким образом, очевидно, что как мужские, так и женские гонодукты происходят из почечных протоков.

Костеносцы представляют собой столь же типичную иллюстрацию второго типа. Каждый женский гонодукт (яйцевод) образован обратным ростом тех же двух брюшинных складок, которые окружают яичник; они преобразуются в "брюшинную трубку" или канал путем соединения их краев. Мужские гонодукты также формируются непрерывно с яичками, то есть как обратные продолжения последних. Каждый проток, мужской или женский, по-видимому, является протоком *sui generis* и не имеет никакой связи с системой почек (рис. 230, E). У лососевых, Anguillidae, Galaxiidae, Hyodontidae, Notopteridae и Osteoglossidae, а также у *мисгурнуса*яйцеводы теряют свою непрерывность с яичниками и дегенерируют до степени, которая сильно различается в разных семействах. Так, у некоторых лососевых, например у корюшки (*Osmerus eperlanus*),[482] яйцеводы заканчиваются спереди широкими воронкообразными целомическими отверстиями по типу мюллеровых протоков и не охватывают яичники: следовательно, яичники голые, а не кистозные, и их протоки представляют собой не перитонеальные трубки, а "перитонеальные воронки" (рис. 230, F). У других лососевых и у Anguillidae яйцеводы, по-видимому, настолько дегенерировали, что представлены либо парой очень коротких воронок, либо парой половых пор, которые, как и у лосося, имеют общее наружное отверстие позади заднего прохода и перед единственным отверстием объединенных архинефрических протоков (рис. 233, A). Во всех таких случаях яйцеклетки высвобождаются из яичников в целомудрие, откуда они выходят через брюшные воронки или половые поры. У угрей гонодукты самцов также дегенерируют и, теряя всякую связь с яичками, редуцируются до половых пор, как у самок.

Голоцефалы и, вероятно, дипнои соответствуют эласмобранчному типу по характеру своих мужских и женских гонодуктов. У кроссоптеригий[483] каждое яичко имеет свой собственный проток, который не связан с системой почек и, по-видимому, относится к костистому типу, в то время как яйцевод, который почти наверняка не является мюллеровым протоком, вероятно, представляет собой перитонеальную воронку. С другой стороны, хондростеи и голостеи находятся в интересном переходном состоянии, обладая мужскими протоками эласмобранхиального типа и женскими протоками костистого типа, причем последние

являются либо протоками, непосредственно продолжающимися с яичниками, как у *лепидостеи*, либо имеют форму перитонеальных воронок, как у *Acipenser*, *Polyodon* и *Amia* (рис. 230, E и F).

Насколько различие между двумя типами гонодуктов справедливо в случае самцов, не совсем ясно, и недавно было высказано мнение, что дипнои являются связующим звеном между ними.[484]

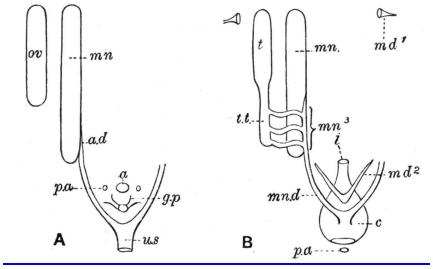


Рис. 233.— Схема, показывающая почки и гонодукты самки лосося (**A**) и самца *протоптеруса* (**B**). md^1 и md^2, передний и задний остатки мюллерова протока; *m.t*, трубчатая задняя часть семенника (*t*). Другие контрольные буквы, как на рис. 230. (**B**, в честь Грэма Керра.)

У *протоптеруса* каждое яичко разделено на переднюю часть, продуцирующую сперму, и заднюю трубчатую часть, которая утратила способность продуцировать половые клетки. Сеть яичек значительно редуцирована и образует лишь ограниченное соединение между трубчатой частью яичек и мезонефрическим протоком (рис. 233, Б). Если предположить, что сеть яичек еще больше сократилась, так что соединение между яичками и почечным протоком происходило непосредственно через один канал, а не через несколько, то в результате получился бы гонодукт, по существу аналогичный мужскому протоку обычного костистого животного. Если эта точка зрения окажется верной, то из этого следует, что гонодукты самцов *всех* Рыб представляют собой по-разному модифицированные образцы типа эласмобранчей. Но по-прежнему останутся женские гонодукты ганоидов и костистых, которые следует рассматривать как отличные от мюллеровых протоков, если только не будет показано, что различные методы их развития не обязательно фатальны для их гомологии с мюллеровыми протоками, или что оба типа гонодуктов могут быть получены из какого-то промежуточного типа. Предполагая, что у некоторых рыб действительно есть мужские или женские протоки, которые произошли не от почечной системы, а были приобретены независимо, все еще остается вопрос, какой из двух типов является более примитивным, или, другими словами, эласмобранковый тип вытеснил костистый, или *наоборот?* На этот вопрос в настоящее время нельзя дать однозначного ответа.

Теперь будет кратко рассмотрено конечное расположение почечных протоков и гонодуктов, а также наличие дополнительных или рудиментарных органов в связи с ними. У самцов эласмобранксов мезонефрические протоки, которые, как уже указывалось, действуют одновременно как почечные протоки и гонодукты, расширяются кзади, образуя пару семенных пузырьков, а затем соединяются, образуя мочеполовой синус, открывающийся в клоаку на конце срединного сосочка (рис. 230, B). В пазуху также поступают протоки из

задней части мезонефроса, либо отдельно, как у женщины, либо по общему протоку с каждой стороны - так называемому метанефрическому протоку, — как у мужчины. Два трубчатых отростка слепой кишки из синуса образуют два сперматозоидных мешочка. У взрослого человека сохраняются только передние отделы мюллеровых протоков с их целомическими отверстиями. У самок мезонефрические протоки являются чисто выделительными, но в остальном они похожи, а яйцеводы (мюллеровы протоки) открываются в клоаку отдельно или через общее отверстие (рис. 230, D). Железистое расширение каждого яйцевода образует яйцевидную или панцирную железу, с помощью которой выделяются ороговевшие яйцеклетки. У самцов голоцефалов гонодукты открываются в мочеполовую пазуху с наружным отверстием, отличным от заднего прохода и позади него; но у самок есть отдельные отверстия для прямой кишки, сросшихся яйцеводов и объединенных мезонефрических протоков. У обоих полов имеются полноценные мюллеровы протоки, сообщающиеся спереди с целомом, а сзади - с внешней поверхностью. Дипнои обоих полов по существу напоминают эласмобранксов в общем соотношении их протоков, но мюллеровы протоки самцов демонстрируют заметные различия в трех родах.[485] У *Neoceratodus* протоки такие же полноценные, как и у их функциональных представителей у самок. *Protopterus* сохраняет передние остатки и целомические отверстия, а также остатки задних отделов, которые соединяются и заканчиваются слепо в мочеполовом сосочке, но средние отделы двух протоков подавлены (рис. 233, Б). У телеостоми наблюдается общее сходство в терминальных отношениях гонодуктов и почечных протоков. У ганоидов архинефрические протоки соединяются и затем расширяются в мочевой синус или мочевой пузырь, а гонодукты самки или обоих полов у *лепидостеусов* открываются либо в архинефрические протоки, либо в общий синус, и, следовательно, оба протока сообщаются с внешней средой через мочеполовое отверстие позади заднего прохода. Брюшинные воронки, аналогичные функциональным яйцеводам самок, присутствуют у самцов хрондростеи и *Амии*. У костистых костей концевые соединения протоков, как правило, становятся менее интимными. Архинефрические протоки часто расширяются в мочевой пузырь либо до, либо после их соединения, а общий проток присоединяется к соединенным гонодуктам, образуя короткий мочеполовой синус, который открывается наружу, или сливающиеся гонодукты имеют независимое генитальное отверстие между анусом и мочевыводящим отверстием. Нередко генитальное или мочеполовое отверстие продолжается в трубчатый сосочек, который у самцов действует как внутренний орган, или, как у самок карповых *Rhodeus amarus*, длинная яйцевидная трубка выполняет функцию яйцеклада. Самцы и самки силуроида *Plotosus* имеют замечательный сосудистый и железистый древовидный придаток сразу за мочеполовым сосочком, использование которого неизвестно.[486]

В **икринках** разных рыб[487] наблюдается значительное разнообразие по размеру и форме, а также по характеру их внешних покровов и способу отложения.[488] Размер яиц в значительной степени зависит от количества пищи-желтка, запасенного в их веществе для питания эмбриона: следовательно, яйца эласмобранчей, которые по обилию желтка напоминают куриные, безусловно, самые крупные. У телеостоми яйца гораздо меньшего размера. Самые крупные костистые яйцеклетки - это те, которые тяжелые и тонут (придонные яйцеклетки); самые маленькие - те, которые плавучие и плавают (пелагические яйцеклетки). Из первых яйца *гимнархуса* имеют размер около 10 мм. в диаметре; у лосося около 5 мм; у некоторых видов *Arius*от 5 до 10 мм. Икра рыбы-волка (*Anarrhichas lupus*) имеет размер около 6 мм. Меньшие по размерам половые яйцеклетки имеются у комковатокрылых (*Cyclopterus*) и *гетеротис*, их размер составляет 2,6 и 2,5 мм

соответственно. Пелагические яйца очень мелкие, у камбалы они исключительно крупные и варьируются от 1,65 до 1,95 мм.

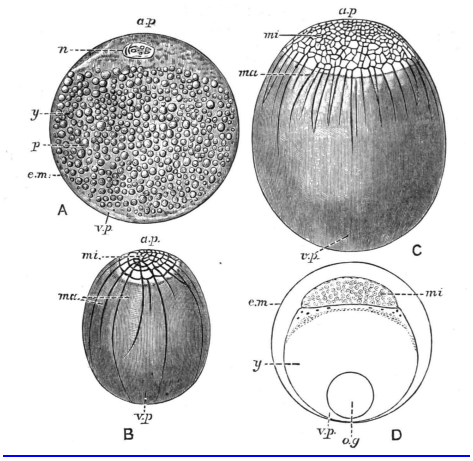


Рис. 234.- Различные типы сегментации икринок у рыб. **A**, типичная телолецитальная яйцеклетка. Голобластическая и неравномерная сегментация в *амии* (**B**) и в *лепидостеусе* (**C**). **D**, меробластическая сегментация костистого тела. *a.p*, полюс животного; *e.m.*, оболочка яйца; *ma*, макромеры; *mi*, микромеры; *n*, ядро; *o.g*, масляный шарик; *p*, протоплазма; *v.p.*, вегетативный полюс; *y*, желток. (Из Циглера: **A**, в честь Хертвига; **B**, в честь Уитмена и Эйклшаймера; **C**, в честь Эйклшаймера.)

Яйцеклетка состоит из живой протоплазмы и ядра, различного количества неживого пищевого желтка и определенных обволакивающих и защитных яйцеклеточных мембран. Яйцеклетки рыб различаются главным образом количеством и расположением пищевого желтка, характером яйцевых оболочек и наличием или отсутствием специальных отверстий в яйцевых оболочках для проникновения сперматозоидов в яйца. В маленьких яйцеклетках некоторых низших хордовых (*например,* Amphioxus), где очень небольшое количество пищевого желтка распределено равномерно и его присутствие одинаково влияет на все части яйцеклетки, процесс сегментации, который следует за оплодотворением, приводит к превращению всей яйцеклетки в массу клеток или бластомеров примерно одинакового размера (рис. 82). Таким образом, яйцеклетки описываются как "алецитальные", а сегментация - как "голобластная" и "равная". С другой стороны, все рыбы обладают "телолецитальными" яйцами, то есть яйцеклетками, в которых пищевого желтка более или менее много, и он имеет тенденцию накапливаться на одном полюсе яйца ("вегетативном полюсе"), в то время как противоположный, или "животный полюс", состоит из протоплазмы, сравнительно свободной от гранул желтка и содержащей ядро (рис. 234, А). Термин "телолецитальный", однако, является несколько всеобъемлющим и охватывает важные различия в соотношении инертной пищи- желтка и живой протоплазмы у разных рыб, которые в значительной степени модифицируют процесс сегментации. Таким образом, есть некоторые рыбы, у которых количество пищевого желтка на вегетативном полюсе достаточно для замедления сегментации в этой части яйца, фактически не предотвращая ее, и, следовательно, сегментация начинается на животном полюсе и происходит там быстрее, чем когда она распространяется на вегетативный полюс. Отсюда следует, что, хотя вся яйцеклетка сегментирована, бластомеры неодинакового размера: животный полюс дает начало большому количеству мелких клеток или микромеров, а вегетативный полюс - меньшему количеству гораздо более крупных клеток или макромеров. Сегментация такой яйцеклетки считается голобластной, но неравномерной (рис. 234, Б и В). Этот тип

яйцеклеток характерен для хондростей, голостей и дипной. У других рыб, таких как эласмобранксы и костистые, пищевой желток настолько преобладает, что полностью предотвращает сегментацию вегетативной части яйца, а сегментация ограничивается небольшой массой протоплазмы (зародышевого диска) на полюсе животного, в котором расположено ядро (рис. 234, Г). Яйца, подвергающиеся частичной сегментации таким образом, называются "меробластическими". Между этими двумя типами невозможно провести четкую границу, и у хондростей и голостей можно наблюдать интересный переход между голобластными и меробластическими яйцеклетками. Яйцеклеточные оболочки образуются либо самой яйцеклеткой, либо эпителием яичниковых яйцеклеток, и, как вскоре будет видно, характер внешней яйцеклеточной оболочки в значительной степени влияет на способ отложения яйцеклеток и их последующее расположение. У эласмобранксов яйцеклетка заключена в прочную роговую скорлупу, выделяемую яйцевидной железой.[489] У многих рыб, таких как Chondrostei, Holostei и Teleostei, яйцеклеточные оболочки перфорированы на животном полюсе яйца небольшим отверстием, или "микропилом", который достаточно велик, чтобы пропустить только один сперматозоид за раз (рис. 235). Как правило, существует только один микропил, но, по словам Саленского, у осетра (*A. sturio*) их от 3 до 9, а у стерляди (*A. ruthenus*) от 5 до 13.

Можно провести важное различие между яйцеклетками разных телеостоми в отношении их расположения после экструзии из самки. С этой точки зрения можно выделить два типа яйцеклеток: *придонные* и *пелагические* яйцеклетки. Донные яйца характеризуются большим размером и большим весом, так что после экструзии они всегда тонут, а также своей непрозрачностью. У них может быть либо внешняя яйцевая оболочка, которая является вязкой и клейкой, так что яйца легко прилипают друг к другу или к посторонним предметам, либо мембрана гладкая и не прилипающая. Лососевые, например, производят неслипающиеся донные яйца, которые остаются отдельными после того, как откладываются на каменистое дно ручья. У большинства пресноводных и многих морских прибрежных рыб есть клейкие донные яйца, которые откладываются на дне воды, обычно прилипая друг к другу большими или меньшими комками, массами или пластинками и прикрепляясь к скалам, камешкам или пустой раковине, подобно яйцам многих прибрежных рыб, или к водным растениям по типу яиц карпа, окуня и щуки, или даже к ветвистым зоофитам, как в случае с яйцами морской улитки (*Liparis*). В некоторых клейких яйцах внешняя оболочка яйца образует нити для их прикрепления. Икринки карпа (*белоне*), сайры (*Scombresox*) и летучих рыб (*Exocoetus*) имеют вязкие нити, развивающиеся из противоположных точек на поверхности, которые либо прикрепляются к посторонним предметам, либо перепутываются с икринками других особей того же вида. Овальные яйца некоторых бычков имеют пучок волокон на одном полюсе, который служит для их прикрепления. У корюшки (*Osmerus eperlanus*) часть внешней яйцевой оболочки отделяется от остальной и выворачивается назад, наизнанку, но в одном месте остается прикрепленной к яйцу. С помощью этой мембраны яйцеклетка прикрепляется к камням. Пелагические яйца отличаются своей легкостью и плавучестью, так что они всегда плавают у поверхности воды, а также меньшим размером и замечательной прозрачностью (рис. 235). Характерной особенностью многих из них является наличие одного большого масляного шарика на поверхности желтка, и нередко желток частично или полностью распадается на небольшие массы. Пелагическая икра всегда неклейкая и свободная, и она неизменно принадлежит морским рыбам. Среди британских пищевых рыб, производящих пелагические яйцеклетки, можно упомянуть гадид (*например,* треска, путассу, хек, линь), плевронектид (*например,* тюрбо, брюква, камбала), скомбридов (*например,* макрель), триглид (*например,* гурнарды),

перцидов (*например,* окунь) и клупид, таких как сардина и килька, но не сельдь , чьи клейкие донные яйца откладываются кучками на галечных отмелях в море на разном расстоянии от берега.

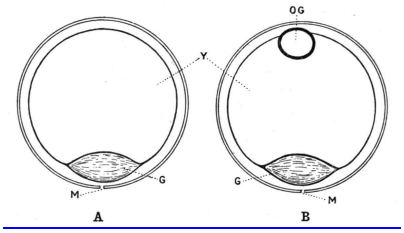


Рис. 235.— Диаграммы пелагической яйцеклетки трески или камбалы (**A**) и морского окуня (*молва*). *G*, зародышевый диск; *M*, микропил; *O.G*, масляный шарик; *Y*, желток. (От Каннингема.)

Яйца эласмобранчовые откладывают поодиночке или парами через значительные промежутки времени, и период яйцекладки растягивается на значительную часть года. У большинства других рыб, например у костистых, период нереста ограничен несколькими месяцами, обычно весной и летом в умеренных широтах; а у одной Рыбы он может длиться всего несколько дней или недель, но количество производимой икры часто огромно. Таким образом, у Линга длиной 61 дюйм и весом 54 фунта яичники содержали 28 361 000 яйцеклеток. В тюрбо весом 17 фунтов было 9 161 000 яиц, а в треске весом 21½ фунта - 6 652 000. Наименее плодовитой из британских пищевых рыб является сельдь, у которой количество яйцеклеток варьировалось от 21 000 до 47 000 в четырех исследованных образцах.[490] Необычайная плодовитость многих рыб, по-видимому, не имеет отношения к относительному изобилию самих Рыб, а скорее должна быть связана с определенными недостатками, сопутствующими половым отношениям Рыб, включающими значительную трату половых клеток, в то время как у многих рыб это, без сомнения, помогает компенсировать любую последующую смертность личинок, которая может возникнуть в результате ненадежного снабжения пищей и нападений врагов. Всякий раз, когда внутреннее оплодотворение является правилом или когда, как у строящих гнезда и сумчатых рыб, близость полов в период размножения обеспечивает оплодотворение большей части икринок и защиту молодняка, количество произведенных икринок невелико.

Мужские половые клетки, или сперматозоиды, в основном похожи на таковые у других позвоночных, хотя у разных рыб они могут различаться в таких деталях, как длина, форма и размер головы, которая может быть палочковидной и волнистой, эллиптической или шаровидной.

Как правило, у Рыб самок больше, чем самцов, и обычно они крупнее, но из обоих утверждений есть заметные исключения. Отношения полов в период размножения обычно очень беспорядочны, особенно у тех костистых особей, которые выделяют свои половые клетки, плавая вместе косяками. Однако самка может совокупляться с несколькими самцами (*полиандрия*) или самец с несколькими самками (*полигамия*); или, как у некоторых рыб, строящих гнезда (например, у *гастростей*), нет недостатка в примерах спаривания одного самца с одной самкой (*моногамия*).

Рыбы часто мигрируют в начале сезона размножения в места, наиболее подходящие для откладывания икры. Многие морские виды стремятся к отмелям вблизи берега, а некоторые, такие как лосось и осетр, *ведут анадромный*образ жизни и поднимаются по рекам на большие расстояния, чтобы отложить икру.

У всех рыб, за исключением эласмобранчей и нескольких костистых, оплодотворение икринок происходит в воде после их выталкивания, самец откладывает свою семенную жидкость на икринки или по соседству с ними. Отходы половых клеток часто, без сомнения, очень значительны, особенно когда яйцеклетки клейкие и закреплены, а семенная жидкость подвержена дрейфу по милости приливов и течений. В случае с пелагическими яйцеклетками потери, возможно, не столь велики, поскольку яйцеклетки и сперматозоиды, вероятно, дрейфовали бы с одинаковой скоростью и в одном направлении. Склонность к расточительству также должна быть значительно снижена у многих рыб их привычкой жить косяками или собираться вместе в период размножения, в чем им иногда помогает их способность издавать характерные звуки, а в случае рыб, строящих гнезда, - еще более близкими отношениями полов. Даже когда ответственность за расточительство очень велика, компенсация может быть обеспечена исключительной плодовитостью. Совокупление полов и внутреннее оплодотворение яйцеклеток происходит только у эласмобранксов и некоторых костистых особей. Копулятивными органами эласмобранксов являются так называемые "застежки", которыми снабжены самцы. Та или иная форма совокупления, вероятно, является правилом у живородящих костистых, когда яйцеклетки оплодотворяются в яйцеводах или даже когда они еще находятся в яичниках, и детеныши рождаются живыми. Как упоминалось выше, внутренний орган часто образуется в результате удлинения половых органов или мочеполового отверстия в сосочек или более длинную или короткую трубку.[491] У некоторых карповых динозавров[492] (например, у *Anableps*) передняя часть анального плавника модифицирована у самцов с образованием внутреннего органа, вдоль которого проходит мочеполовой канал (рис. 374). У самок генитальное отверстие покрыто специальной чешуей, которая свободна с одной стороны и отсутствует с другой. "Мужской орган у одних особей повернут вправо, у других - влево, а у некоторых самок отверстие под специальной чешуей расположено справа, у других - слева. Совокупление, таким образом, происходит боком, левосторонний самец спаривается с правосторонней самкой, и *наоборот*".[493] Анальный плавник также образует внутренний орган в "Половине клюва" (*Hemirhamphus*). У рода (*Girardinus*) того же семейства анальный плавник модифицирован, образуя приспособление для удержания самки во время полового акта.[494] Особый метод оплодотворения, практикуемый самцами и самками *Callichthys paleatus*, упоминается в другом месте.[495]

За исключением пелагического *усика*, который строит свое гнездо в саргассовых водорослях посреди океана, гнездостроение и родительская забота о потомстве присущи только пресноводным рыбам и морским формам с донными яйцеклетками. Пелагические яйцеклетки обязательно должны находиться вне сферы родительской опеки. Как правило, именно самец выступает в роли кормилицы-хранительницы, самка же мало беспокоится о судьбе своих яиц или потомства.

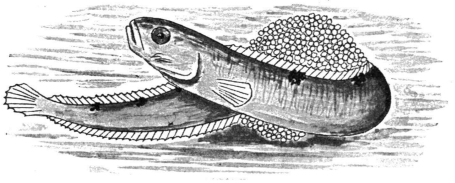


Рис. 236.— Масляная рыба (*Pholis gunnellus*), обволакивающая массу из яиц. (Из Каннингема, в честь Холта.)

Возможно, более примитивная форма родительского предвидения проявляется у тех рыб, которые, подобно самкам лососевых, прокладывают борозду в каменистом дне бегущего ручья для сбора икры, а затем засыпают ее слоем гравия, или, подобно силуроиду *Arius australis*из реки Бернетт в Квинсленде, который откладывает икру в круглых углублениях в песчаном ложе реки и прикрывает их слоями крупных камней. Но ни в том, ни в другом случае не видно, чтобы самец или самка проявляли какой-либо дальнейший интерес к яйцам или к вылупившимся детенышам. Без фактического строительства гнезда или даже подготовки места для их приема самец может защищать яйца различными способами. Обыкновенный британский каннель, или масляная рыба (*Pholis gunnellus*), сворачивает икринки в округлую массу, обвивая их своим телом, при этом самец и самка овладевают ими поочередно. Затем маленькие скопления икринок откладываются в отверстия, проделанные скучающим моллюском, *Pholas*. Некоторые британские бленни откладывают свои яйца в один слой по бокам углублений в скалах или между камнями, где за ними присматривает самец-родитель. Икринки кускососца (*Cyclopterus lumpus*) прикрепляются скоплениями к камням или кучам и охраняются самцом, который проветривает их, поддерживая поток воды над икринкой с помощью своих грудных плавников. Вылупившись, мальки присасываются к телу своего бдительного родителя с помощью присосок. Более решительный подход к строительству гнезда демонстрирует песчаный бычок (*Gobius minutus*). У этого вида самец выгребает песок из-под пустой скорлупы, обычно пектина, а самка откладывает свои клейкие яйца на нижнюю поверхность скорлупы.

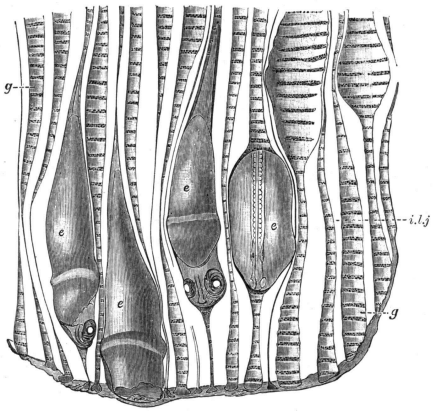


Рис. 237.— Показаны эмбрионы *Rhodeus amarus* в жаберных полостях *Unio*. *e*, эмбрионы; *g*, межпластинчатые полости; *i.l.j*, межпластинчатый переход. (Из устар.)

Самец остается на страже и движениями своих грудных плавников способствует проветриванию этой грубой формы гнезда. Ссылки на некоторые из наиболее ярких примеров настоящего строительства гнезд у рыб можно найти в систематической части этого тома, особенно в тех главах, где рассматриваются двукрылые и амиидные, а также такие костистые, как Mormyridae, Osteoglossidae, Siluridae, Gastrosteidae, Centrarchidae, Osphromenidae, Labridae и Antennariidae. Другие примеры родительской заботы можно найти в развитии сумчатых мешочков или бороздок для приема яиц у самцов Syngnathidae (рис. 387) и самок Solenostomidae, а также в использовании ротовой полости для аналогичной цели у самцов, реже у самок, некоторых силуридовых и самцов или самок, в зависимости от вида, цихлид. Единственный метод, с помощью которого самка *Acnpedo* сохраняет как свои яйца, так и свое потомство, упоминается на стр. 596. Карпообразный, *Rhodeus amarus* ("горчак" Центральной Европы), уникален средствами, которые он использует для достижения того же результата.[496] С помощью своего длинного яйцеклада самка Рыбы откладывает икру в мантийную полость *Unio*или Anodon. Здесь они оплодотворяются сперматозоидами, поступающими через дыхательный сифон Моллюска с током воды при вдохе, и завершают свое развитие в жаберных полостях (рис. 237).[497]

Время, которое проходит между оплодотворением икринки и вылуплением молоди, у разных костистых рыб сильно различается. Яйца некоторых клупеид вылупляются за очень короткое время: два-три дня в анчоусах и три-четыре дня в кильке. У большинства британских морских промысловых рыб этот период редко превышает двенадцать-четырнадцать дней. Более крупные донные икринки с большим количеством пищевого желтка вылупляются дольше; у лосося этот срок составляет от тридцати пяти до ста сорока восьми дней. Низкая температура удлиняет это время. Икринки сельди, которые вылупились за восемь-девять дней при температуре от 52 ° до 58 ° F. Сорок семь дней находились в воде при температуре 32 ° F.

Степень, в которой протекает развитие эмбриона, пока он еще заключен в яйцеклеточные оболочки, и, следовательно, состояние эмбриона при вылуплении, в значительной степени, но не исключительно, зависит от количества пищевого желтка, который присутствует в яйце и доступен для питания эмбриона на его ранних стадиях. Эмбрионы, вылупившиеся из пелагических яйцеклеток, очень малы и развиты несовершенно. Рот обычно еще не сформирован. Срединные плавники, которые позже становятся изолированными, непрерывны, а хвостовой плавник дифицерковый, хотя впоследствии он становится гомоцеркальным после прохождения гетероцеркальной стадии. Кровь бесцветная, и даже жаберные щели поначалу могут отсутствовать. В этом состоянии только что вылупившаяся рыба получает питание за счет остатков пищи - желтка, который заключен в желточный мешок, выступающий с брюшной поверхности тела (рис. 238). По мере того как желток постепенно расходуется, формируется рот, и молодая рыба питается мельчайшими организмами различных видов, обитающими в море, и постепенно приобретаются форма, пропорции и строение более взрослой рыбы. В случае с более крупными донными яйцами молодняк не только дольше вылупляется, но и становится крупнее и продвинуто в развитии. Детеныши многих рыб снабжены личиночными или временными органами, и они могут быть настолько непохожи на взрослых особей в других отношениях, что их последующее развитие принимает форму более или менее поразительной метаморфозы. В качестве примеров личиночных органов можно упомянуть адгезивные или цементные органы личиночных хондростей и голостей, а также двукрылых (например, *Protopterus* и *Lepidosiren*), а также костистого, вероятно, мормиридного (*Hyperopisus bebe*, Lacép);[498]

кожные жабры Crossopterygii и некоторых двукрылых; так называемые наружные жабры таких костистых, как *Cobitis*, *Gymnarchus* (рис. 239) и *Heterotis*, которые удивительно похожи на таковые у эласмобранксов; и защитные шипы, которые развиты на чешуе или щитках туловища и кожных костях черепа у детенышей некоторых плектогнатий. Наиболее поразительные метаморфозы, которые можно обнаружить у рыб, происходят с плоскими рыбами и угрями, описание которых будет найдено в других частях этого тома (стр. 685, 602).

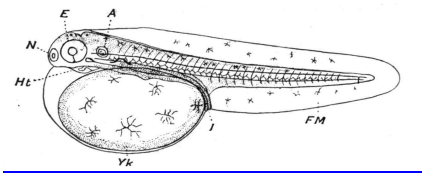


Рис. 238.— Недавно вылупившийся костистый эмбрион из пелагического яйца. *A* - орган слуха; *E* - глаз; *FM* - непрерывный срединный плавник; *Ht* - сердце; *I* - кишечник; *N* - ноздря; *Yk*- желточный мешок. (От Каннингема.)

Единственные примеры живородящих рыб встречаются в определенных семействах Elasmobranch,[499] и в пяти семействах костистых, а именно. Blenniidae, Cyprinodontidae, Scorpaenidae, Comephoridae и Embiotocidae.[500] У упомянутых костистых яйцеклеток оплодотворение происходит, когда они еще находятся либо в яйцевидных мешочках яичника, либо в полости яичника, и их развитие может происходить в любом положении. У таких карподонтов, как *Gambusia* и *Anableps*, эмбрионы развиваются в яйцеводах, но, как правило, и оплодотворение, и развитие происходят в полости яичника. Во время длительной беременности молодняк питается частично за счет пищевого желтка, присутствующего в яйцах, и частично за счет питательного секрета, выделяемого стенками яичников или эпителиальной стенкой яйцеклеток, в зависимости от обстоятельств. У *Anableps* секрет стенок яйцеклеток поглощается сосочками, развитыми на поверхности желточного мешка эмбриона по ходу его кровеносных сосудов. В яйцах эмбриотоцидов мало пищи - желтка, и эмбрионы в основном питаются за счет секрета стенок яичников, который проглатывается эмбрионом и всасывается ворсинками на внутренней поверхности кишечника. Количество произведенных детенышей значительно варьируется. У Embiotocidae в полости яичника содержится от 40 до 50 детенышей. Живородящий скорпенид, *Sebastes norvegicus* из Северной Европы, производит, по оценкам, около 1000 детенышей, в то время как Бленни (*Zoarces viviparus*), единственный другой европейский живородящий костист, производит от 20 до 300 или более, в зависимости от размера самки. У бленни икринки вылупляются примерно через двадцать дней, но детеныши появляются на свет примерно через четыре месяца после оплодотворения, когда они достигают примерно полутора дюймов в длину и во всех внешних отношениях похожи на взрослых рыб.

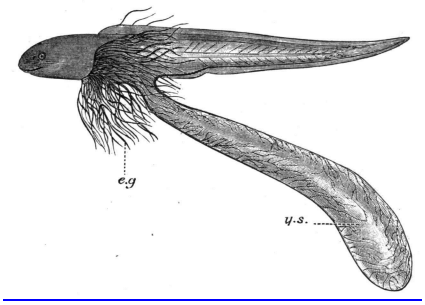


Рис. 239.—Молодой *Гимнархус нилотикус*, с большим желточным мешком (*у .s.*) и длинными наружными жабрами (*например,*). (Из Budgett.)

Помимо различия между полами, обусловленного различной природой их гонад и половых клеток, самцов и самок часто отличают вторичные половые признаки ("половой диморфизм"[501]). Как упоминалось выше, самки обычно крупнее и многочисленнее самцов, хотя в одном или обоих отношениях может быть наоборот. Вторичные половые признаки лучше всего выражены у костистых, где они обычно связаны с особой ролью, которую каждый пол играет в отложении и оплодотворении яйцеклеток, а также в воспитании и защите детенышей, примеры чего уже приводились. В более ограниченной степени они могут быть связаны с борьбой самцов за самок, и, по крайней мере, в нескольких костях буйная окраска самцов в период размножения наводит на мысль, что случаи ухаживания и полового отбора не совсем редки.[502]

Хотя подавляющее большинство рыб двудомные, случаи функционального гермафродитизма нередки у некоторых костистых.[503] Виды рода перкоидных *Serranus* (например, *S. cabrilla*, *S. hepatus* и *S. scriba*) неизменно гермафродитны и способны к самооплодотворению. *Chrysophrys auratus* является примером последовательного гермафродитизма, при котором мужские и женские половые клетки созревают попеременно. В качестве случайной вариации гермафродитизм был зарегистрирован у нескольких других костистых, включая, среди прочего, таких хорошо известных рыб, как треска, макрель и сельдь. Соотношение гонад у гермафродитов подвержено большим вариациям. У трески, например, семенники могут быть двойными, каждое из которых продолжается задним концом яичника со своей стороны, или может быть только одно яичко, сливающееся с передней или задней частью, или с какой-либо другой частью поверхности правого или левого яичника. У других костистых особей яичко и завязь иногда располагаются с противоположных сторон.

ГЛАВА XVI

ЦИКЛОСТОМЫ (СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ)

КЛАСС I. ЦИКЛОСТОМАТЫ

Cyclostomata, или, как их иногда называют, марсипобранхии, из-за мешковидной формы их жаберных щелей, делятся на два отряда, первый включает "карликовых рыб" или "Бурильщиков", а второй миног.

Отряд I. Myxinoides.

Рыбы-карги, вероятно, самые примитивные из всех существующих черепных коробок. Рот почти конечный, щечной воронки нет. Назогипофизарная инволюция сообщается сзади с ротовой полостью и функционирует как канал для поступления воды к жабрам. Четыре пары коротких щупалец, поддерживаемые специальным скелетом щупалец, присутствуют по отношению ко рту и расположенному на конце носогипофизарному отверстию. Жаберные мешки открываются непосредственно в глотку. Жаберная корзинка развита слабо, и в лучшем случае она представлена лишь небольшими изолированными хрящами по отношению к наружным жаберным отверстиям. Язычный аппарат замечательно развит. Помимо язычных зубов, на небе есть только один спинной зуб. Дорсальные дуги ограничены хвостом или простираются на небольшое расстояние только до туловища. Спиральный клапан отсутствует. Вдоль каждой стороны тела имеется ряд мешочков, выделяющих слизь. В головном мозге нет ни очевидных полушарий головного мозга, ни мозжечка. В органе слуха присутствует только один полукружный канал. Глаза дегенерируют, и обычные глазные мышцы с снабжающими их черепными нервами атрофировались. Эмбриональный пронефрос сохраняется у взрослого человека. Яйца крупные; сегментация меробластическая; развитие прямое, без личиночных метаморфоз. Можно выделить два семейства.

Семейство 1. Myxinidae.—Жаберные мешки, не превышающие шести пар, с общим наружным отверстием на каждой стороне тела.

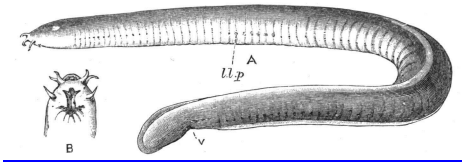


Рис. 240.—*Миксин клейкий*. **A**, вид сбоку; **B**, вид на брюшную поверхность головы, видны рот и щупальца. *l.l.p*, боковые пористые отверстия слизистых мешочков; *v*, задний проход.

Семейство включает единственный род, *миксин*, из которых наиболее известным видом является обыкновенная карга (*M. glutinosa*) из Северной Атлантики (рис. 92, A и 240). Эта рыба-карга встречается у берегов Северной Европы, включая Британские острова, а также на атлантическом побережье Северной Америки,[504] южнее Кейп-Кода. Другие виды обитают у берегов Чили и Японии. *Миксин* квазипаразитичен по своим привычкам, пробуравливая себе путь в тела крупных рыб. С помощью своего шершавого "языка" он пожирает все мягкие части своей добычи, оставляя немногим больше, чем простую оболочку из кожи и костей. Рыбы, на которых обычно нападают, - это треска и другие гадоидные, но осетровые не обладают иммунитетом, и было зарегистрировано присутствие карги в брюшной полости акулы (*Lamna cornubica*). *Миксин* имеет репутацию очень разрушительного вещества для рыбы, пойманной на удочки, и говорят, что в результате его грабежей были

уничтожены целые "уловы", так что рыбаки Северного моря были вынуждены сменить место лова. В какой степени ведьмы нападают на живых и свободных рыб, несколько неясно, но небольшое количество имеющихся свидетельств, по-видимому, указывает на вывод о том, что, как правило, они охотятся на Рыб только тогда, когда последние пойманы на крючок или сеть, ранены или мертвы. Когда Ведьма не ищет пищи, она живет в иле морского дна на глубине почти 350 морских саженей. Они способны очень быстро плавать волнообразно, как угри. *M. glutinosa* может вырасти до длины почти двух футов. Карга была описана как протоандрический гермафродит, то есть это сначала самец, а затем самка, гонада детеныша сначала производит сперматозоиды, а в более поздний период превращается в яичник и дает начало яйцеклеткам. Эта точка зрения до сих пор встречала всеобщее признание, но недавно с определенной силой было выдвинуто предположение, что наличие двух видов половых клеток у молодого животного не является доказательством функционального гермафродитизма, поскольку нередко "находят незрелые яйцеклетки в семенниках многих позвоночных (костистых, *петромизонов*, амфибий), где предположение о гермафродитизме, не говоря уже о его протандрической форме, совершенно необоснованно".[505] *Миксин* производит яйца, аналогичные яйцеклеткам *Бделлостомы*. Ничего не известно ни о его способах размножения, ни о его эмбриологии.

Семейство 2. Bdellostomatidae.—Жаберных мешочков 6-14 пар, все с отдельными наружными отверстиями. *Бделлостома* (рис. 92, Б) встречается на тихоокеанском побережье Северной и Южной Америки, у мыса Доброй Надежды и на побережьях Новой Зеландии. Численные различия в жаберных мешках у разных видов и у разных особей одного и того же вида, и даже на противоположных сторонах одной и той же особи, весьма примечательны. Из 354 экземпляров калифорнийского вида (*B. stouti*), исследованных доктором Айресом,[506] у 101 было по 11 жаберных мешков с каждой стороны; у 26 было по 11 с одной стороны и 12 с другой; у 208 было по 12 с каждой стороны; у 11 было по 12 с одной стороны и 13 с другой; и у 8 было по 13 с каждой стороны. У редких экземпляров может быть по 14 жаберных мешочков с каждой стороны. Эти вариации, по-видимому, совершенно не зависят от размера, возраста или пола; и когда жаберные мешки развиты асимметрично, дополнительный мешок может находиться либо с правой, либо с левой стороны. У чилийских видов по 10 жаберных мешочков с каждой стороны, но у видов с мыса Доброй Надежды их количество сокращено до 6 или 7. *Бделлостома* очень напоминает *миксин* по своим привычкам и способу питания. Калифорнийский вид прикрепляется к жабрам или к перешейку крупных рыб, а затем быстро пробуравливает себе путь в тело, пожирая внутренности и мышцы, но оставляя кожу нетронутой. Обычно он нападает на крупных камбал и виды *себастодес*, и особенно губителен для рыб, пойманных жаберными сетями. Летом в Монтерее в каждой сети полно пустых раковин выпотрошенных Рыб, и когда их вынимают из воды, Ведьма выбирается наружу с большой готовностью. Крупные рыбы весом даже в 30 фунтов часто попадаются без мяса или внутренностей, и нельзя предположить, что они попали в сеть в таком состоянии.[507] Этот вид обитает на морском дне в наибольшем количестве на глубине 10-20 морских саженей, но становится реже по мере углубления или обмеления воды.

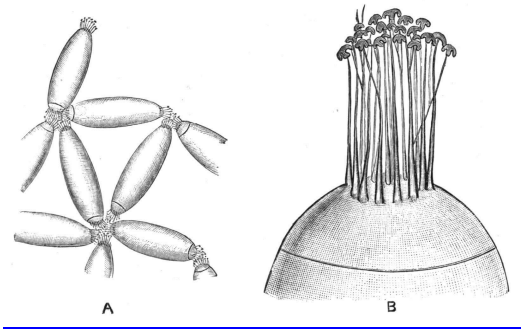


Рис. 241.—**A**, Cluster of the eggs of *Bdellostoma stouti*, connected by the interlocking of their anchor-shaped filaments; **B**, животный полюс яйца, показывающий полярные "якоря" и оперкулярное кольцо. (От Бэшфорда Дина.)

Яйца калифорнийской *бделлостомы* крупные, их размер варьируется от 14,3 до 29 мм. в длину и от 6,8 до10,5 мм. по ширине, и каждая яйцеклетка заключена в роговую яйцеклеточную оболочку, секретируемую эпителием яйцевидного мешка яичника[508] (рис. 241). На каждом полюсе яйцеклетки имеется пучок многочисленных роговых нитей, которые заканчиваются 2-3- или 4-крючковидными, похожими на якоря концами. В центре пучка нитей на животном полюсе яйца оболочка яйца продырявлена микропилом, а немного ниже этой точки оболочка окружена крышечной канавкой, которая позволяет сбросить полярную часть, как колпачок, во время вылупления, чтобы позволить молодой *бделлостоме* выбраться наружу. Большой размер яйца, которое почти полностью заполняет полость яйцеклетки, обусловлен тем фактом, что оно состоит в основном из пищевого желтка, а зародышевая протоплазма, содержащая ядро, образует лишь небольшой бугорок возле внутренней оконечности микропиля. *Бделлостома* нерестится большую часть года, но в основном в начале лета, и, вероятно, за один раз откладывает около 20 икринок, обычно на ракушечное или каменистое дно. После откладывания яйцеклетки соединяются вместе в длинные цепочки или кластеры за счет сцепления их полярных крючков. Оплодотворение происходит после экструзии, и сегментация меробластическая и дисковидная, почти как у костистых. Эмбрион завершает свое развитие внутри яйца, и после вылупления он представляет собой миниатюрную копию взрослой особи.

Рис. 242.—Эмбрион *Bdellostoma stouti* в момент вылупления. (От Бэшфорда Дина.)

Порядок II. Петромизонтесы.

У миног имеется большая сосательно-щечная воронка, ведущая сзади и выше в рот, которая поддерживается специальными хрящами и снабжена краевой бахромой из мелких усиков. Многочисленные роговые зубы присутствуют на внутренней поверхности воронки, а также на языке. Назогипофизарная инволюция образует слепую кишку и не сообщается со ртом. Жаберные мешки, которых насчитывается семь, открываются снаружи отдельными отверстиями, но внутри они открываются в срединный жаберный канал, расположенный ниже пищевода и открывающийся спереди в рот. Имеется хорошо развитая жаберная

корзинка. Дорсальные дуги присутствуют по всей прекаудальной, а также в хвостовой области. Присутствует рудиментарный спиральный клапан. Мозг состоит из частей, обычно присутствующих в других черепных коробках, включая полушария головного мозга и мозжечок. Орган слуха имеет два полукруглых канала, а глаза не дегенерируют. У взрослого человека пронефрос подавлен. Яйца маленькие; сегментация голобластная; и наблюдается личиночная метаморфоза. Существует только одно семейство.

Семейство. 1. Petromyzontidae.—Семейство распространено почти по всему миру. Большинство миног морские, хотя у некоторых видов их больше, чем у других, но все они, по-видимому, поднимаются по рекам для нереста. Род *Petromyzon* характерен для северного полушария, где он представлен различными видами на побережьях и в реках Европы, Западной Африки, Японии и Северной Америки. Три вида, широко распространенные в Европе, встречаются на Британских островах, а именно: —Морская минога (*Petromyzon marinus*), которая может достигать или даже превышать трех футов в длину, а также встречается на западном побережье Африки и атлантическом побережье Северной Америки; "Ламперн", или пресноводная минога (*P. fluviatilis*), около 18 дюймов в длину; и песчаная гордость, Песчаная дудочка, или малая пресноводная минога (*P. planeri*), обычно менее фут в длину. *Ихтиомизон*, *Батимизон*, *Entersphenus* и *Лампетра* также являются северными формами, в совокупности распространенными вдоль атлантического и Тихоокеанского побережий, а также в реках и великих озерах Северной Америки.[509] Другие миноги встречаются только в южном полушарии. *Geotria* распространен в реках Чили, Австралии и Новой Зеландии; другой род, *Mordacia*, имеет параллельное распространение и встречается на побережьях Чили и Тасмании. Недавно был описан новый род и вид из Чили под названием *Macrophthalmia chilensis*.[510] Эта минога, длина которой составляет всего 107 мм, имеет удивительно большие глаза (2,5 мм. в диаметре), вертикально сжатые жаберные щели и простой зубной ряд, напоминающий таковой у *миксины*. Все миноги плотоядны. Они питаются, прикрепляясь к телу рыб с помощью своих сосательно-щечных воронок, а затем соскребая мякоть язычными зубами. Занимаясь этим, они разносятся своими жертвами. В Роне был пойман лосось с прикрепленной к нему морской миногой. Минога обычно держится у дна, либо плавая грациозными змеевидными движениями, либо прикрепляясь к камням щечной воронкой.

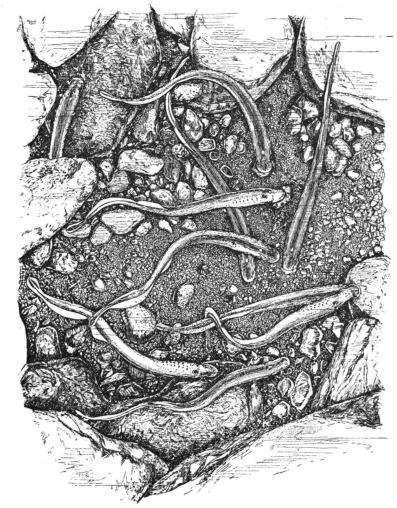


Рис. 243.Нерест ручьевой миноги (*P. wilderi*). На правой стороне рисунка самец прикреплен к голове самки. (От Бэшфорда Дина и Ф. Б. Самнера.)

Весной морская минога поднимается по рекам на нерест и, отложив икру в борозды, которые она выкапывает на дне реки, возвращается в море. Речные миноги нерестятся в небольших ручьях. Североамериканская ручьевая минога, *Petromyzon* (*Lampetra*) *wilderi*, обитающая в окрестностях Нью-Йорка, откладывает яйца на усыпанное гравием дно ручья, в небольшую ямку, заполненную гравием, лежащую между рядом крупных округлых камней[511] (рис. 243). Поблизости от "гнезда" собирается от десяти до двенадцати миног, однако самцов гораздо больше (пять к одной), чем самок.

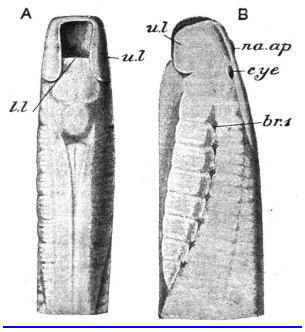


Рис. 244.Головка аммокеты *P. fluviatilis*. **A**, вид с брюшка; **B**, вид сбоку. *бр.1*, Первое жаберное отверстие; *глаз*, еуе; *l.l.*, нижняя губа; *na.ap*, носогипофизарное отверстие; *u.l.*, верхняя губа. (От Паркера и Хасвелла, в честь У. К. Паркера.)

Оба пола тратят много энергии на перемещение камней, поднимая их с помощью щечной воронки, но не всегда ясно, делается ли это для того, чтобы очертить гнездо или убрать мешающие препятствия. В конце концов самец прикрепляется к затылку самки, которая в то же время крепко держится за камень. Затем самец поворачивает свое тело так, что мочеполовой сосочек оказывается рядом с половым отверстием самки, и сразу же следует одновременное выдавливание яйцеклеток и сперматозоидов. Из-за небольшого количества пищевого желтка, который они содержат, яйца миноги (например, *P. planeri*) маленькие, размером около 1,1-1,2 мм. в длину и от 0,9до 1,0 мм. в ширину. На животном полюсе яйца имеется микропиль, но характерная роговая оболочка яйца и полярные крючки миксиноидов отсутствуют. Из эмбриона вылупляется личинка, известная как "Аммокеты". На этой стадии своего развития личинке недостает нескольких наиболее ярких черт, характеризующих взрослую особь, и весьма вероятно, что Ammocoetes представляют собой стадию эволюции позвоночных, в некоторых отношениях промежуточную между *Amphioxus* и очень примитивным черепом. Рот Ammocoetes ограничен с боков и спереди любопытной, похожей на капюшон верхней губой, а сзади короткой поперечной нижней губой (рис. 244). Глаза глубоко посажены и находятся в зачаточном состоянии, и как органы зрения они бесполезны, но теменной глаз хорошо развит. Как и у взрослой особи, имеется семь пар жаберных мешков, но они открываются внутрь, в глотку, непосредственно примыкающую сзади к остальной части пищеварительного канала, и отсутствует дорсальный пищевод. Как и череп, жаберная корзинка все еще находится в зачаточном состоянии. Спинной и хвостовой плавники сплошные. Имеется желчный пузырь, а также желчный проток, открывающийся в кишечник. По своему образу жизни, и особенно по способу добывания

пищи, Ammocoetes представляет собой самое замечательное сходство с *Amphioxus* и асцидиями. По срединной линии дна глотки имеется открытая канавка, гипофарингеальная канавка или эндостиль, а ряд реснитчатых клеток вдоль дорсальной стенки представляет собой гиперфарингеальную канавку: спереди их соединяет перифарингеальная реснитчатая канавка.[512] Ammocoetes питается мелкими частицами пищи, переносимыми через рот в глотку потоками воды, образующимися под действием ресничек. Пища запутывается в нитях слизи, вероятно, выделяемой клетками, выстилающими эндостилярную бороздку. Затем слизь поднимается вверх по глоточному желобку и, наконец, отводится назад в желудок и кишечник ресничками надглотковой перевязи. Кожа обладает замечательной особенностью содержать пептическую закваску, способную переваривать протеиды в 0,2%-ном растворе соляной кислоты. Поскольку личинка живет в грязи, эпидермальный секрет, вероятно, помогает защитить кожу от бактерий, микроскопических спор, грибковых или других паразитарных наростов.[513] Молодая минога живет как аммокоэта с 3-4 лет, а затем в течение нескольких недель зимой претерпевает метаморфозу, теряя личиночные признаки и приобретая строение и привычки взрослой особи. В этот период завершается формирование щечной воронки и развиваются зубы. Глаза выходят на поверхность и становятся функциональными. Непрерывность срединных плавников прерывается. Эндостилярная борозда трансформируется в щитовидную железу, желчный пузырь исчезает, а желчный проток облитерируется и превращается в массу мелких фолликулов. Череп и жаберная корзинка завершают свое развитие. В то же время глотка теряет связь с остальной частью пищеварительного тракта и остается жаберным каналом. Так называемый пищевод взрослого человека, по-видимому, представляет собой новое образование, которое растет вперед и приобретает соединение со ртом. Вероятно, что она представляет собой надглотковую бороздку, сужающуюся от дорсальной стенки глотки.

И морскую миногу, и "ламперна" отлавливают в пищу либо сетями, либо плетеными ловушками. Раньше Ламперн ловился в огромных количествах в нескольких британских и ирландских реках, особенно в Северне с февраля по май и в Темзе в мае и июне, но по разным причинам в последние годы его запасы значительно сократились. Из "Ламперна" получается отличная наживка для трески и палтуса, и для этой цели в большом количестве вылавливали рыбу в Тренте и Темзе для отправки в Гримсби и другие рыболовные порты.[514]

ГЛАВА XVII

ЭЛАСМОБРАНХИИ: ОБЩИЕ ПРИЗНАКИ—PLEUROPTERYGII—ICHTHYOTOMI—ACANTHODEI—PLAGIOSTOMI—SELACHII—BATOIDEI—HOLOCEPHALI

КЛАСС II. РЫБЫ.

Подкласс I. Elasmobranchii.

Как у древних, так и у современных Акул, рыб-собак и скатов экзоскелет имеет форму более или менее однородного скопления кожных зубчиков, или "шагреневой кожи". Эндоскелет полностью хрящевой или частично кальцинированный, и в нем нет ни хрящевых, ни мембранных костей. Позвоночный столб акцентрический или хордацентрический, обычно с чередующимися бази- и интердорсальными элементами и оканчивающийся гетероцеркальным хвостом. Череп обычно гиостильный, очень редко амфистильный или аутостильный, а боковые половины первичной верхней челюсти (небно-квадратные хрящи) обычно соединяются в очень характерном срединном симфизе под основанием черепа. Жаберных дуг и расщелин насчитывается от пяти до семи, и расщелины разделены полными межбранхиальными перегородками, которые, как правило, снаружи непрерывны с кожей. Крышечка развита только у голоцефалов. Присутствует тазовый пояс. За редкими исключениями грудной плавник однорядный. Брюшной плавник неизменно однорядный. Экзоскелетные опоры всех плавников состоят из кератотрихий, а при их наличии шипы покрыты эмалью. Застежки обычно присутствуют у самцов.

У выживших представителей группы ноздри сохраняют свое примитивное вентральное положение. Имеется артериальный конус с несколькими рядами клапанов. Дыхальце, часто снабженное дыхальчатой псевдоотростком, обычно присутствует, и, как правило, имеется подъязычная полуранка, снабжаемая венозной кровью из брюшной аорты. Жаберные нити прикреплены по всей длине к межреберным перегородкам. Имеется зрительная хиазма. Воздушный пузырь не развит. Кишечник имеет спиральный клапан и имеет клоаку. Гонодукты у обоих полов происходят из почечной системы. Яйцеклетки крупные, немногочисленные, заключены в роговые яйцеклеточные оболочки, и перед экструзией их оплодотворяют. Сегментация миробластическая, и эмбрион снабжен длинными наружными жабрами.

Эласмобранчовые - по большей части активные хищные рыбы, обитающие на разных глубинах моря, от поверхности почти до тысячи морских саженей, и простирающиеся от середины океана до более мелких вод у берегов почти в каждой части света. Хотя они обычно морские, иногда они поднимаются по рекам вне досягаемости приливов, и некоторые из них являются постоянными обитателями пресной воды. Они наиболее многочисленны в тропических и субтропических районах, где также достигают наибольших размеров, и многочисленны в регионах с умеренным климатом, но есть некоторые виды, которые, как правило, арктические. Ни одна из них не маленькая, а некоторые Акулы - самые крупные из ныне живущих Рыб. Все они плотоядны, но их пища настолько разнообразна, что у разных видов она может варьироваться от других рыб среднего размера до моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных или даже планктона. В своих привычках размножения акулы и рыбы-собаки обладают многими интересными особенностями. В отличие от рыб в целом, икринки оплодотворяются внутри организма в результате спаривания полов. Для этой цели самцы снабжены специальными внутренними органами, миксоптеригиями, или так называемыми застежками, которые развиваются как модификации задних частей брюшных плавников.[515] Каждая застежка поддерживается внутренним скелетом, состоящим из нескольких хрящей, полученных из радиальных частей плавников, и по ее внутренней стороне проходит канавка. Когда происходит половое сношение, застежки проталкиваются через клоаку самки в отверстия яйцевода, и в некоторых случаях, вероятно, они удерживаются в этом положении крючкообразными зубчиками, развитыми на их свободных концах. Затем семенная жидкость поступает по этим каналам в яйцеводы, в верхних отделах которых она встречается и оплодотворяет

яйцеклетки. После оплодотворения яйцеклетка заключена в темно-коричневую роговую оболочку, выделяемую яйцевидной железой.

Рис. 245.—Яйцеклетка *гетеродонта* (*Cestracion*) *galeatus*. (От Паркера и Хасвелла, в честь Уэйта.)

Как правило, в каждой яйцекладушке содержится всего одно яйцо, но у *Rhinobatus* и *Trygonorhina* (Batoidei), которые оба являются живородящими, каждая яйцеклетка содержит от трех до четырех яиц. Обычно яйцекладушки имеют несколько четырехугольную форму, с четырьмя углами, по два на каждом конце, переходящими либо в короткие рожки, либо в длинные сужающиеся усики (рис. 246). Овальные яйцевидные оболочки Heterodontidae примечательны не только своими размерами, но и наличием широкой спиральной пластинки, обвивающей внешнюю поверхность оболочки от одного полюса к другому (рис. 245). Большинство акул, собачьих рыб и скатов живородящие, то есть детеныши рождаются живыми; остальные, такие как Scylliidae (*например,* обыкновенные британские собачьи рыбы, *Scyllium canicula* и *S. catulus*), Heterodontidae и Raiidae, яйцекладущие, то есть детеныши вылупляются после экструзии яиц. У яйцекладущих видов яйца выталкиваются либо поодиночке, либо парами и обычно откладываются на морское дно. Однако, когда яйценоски снабжены усиками, как, например, у двух только что упомянутых британских рыб-собак, эти органы действуют как якорные нити. Высиживая яйцо, самка плавает вокруг какого-нибудь куска прямостоячих морских водорослей, и извивающиеся усики обвиваются вокруг него таким образом, что яйцо надежно прикрепляется к нему (рис. 246).[516] Эмбрионы развиваются долго, и у *Scyllium* может пройти несколько месяцев после оплодотворения (от 200 до 275 дней), прежде чем они вылупятся, и в конце концов молодые рыбки выходят через разрыв в яйцекладушке.

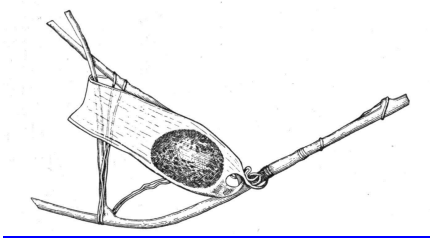


Рис. 246.—Икринка пятнистой собачки (*Scyllium canicula*), показывающая способ прикрепления после экструзии. (Из Хертвига, после Копша.)

У яйцекладущих видов питательной пищи- желтка, запасенного сначала в яйце, а затем в желточном мешке (рис. 248), - хватает для питания эмбриона до периода вылупления, но у живородящих форм, эмбриональное развитие которых завершается при специальных маточных расширениях яйцеводов, детенышам предоставляются дополнительные средства питания. Такие эласмобранксы, как *Spinax*, *Acanthias*, *Centrina*, *Scymnus*, *Trygon*, *Torpedo* и *Myliobatis*, имеют длинные нити (ворсинки или трофонематисы), развивающиеся с внутренней поверхности матки, которые выделяют питательную жидкость, и эта жидкость либо поглощается кровеносными сосудами эмбрионального желточного мешка, либо всасывается эмбрионом более прямым путем. манера поведения. У некоторых Trygonidae и Myliobatidae Индийского океана представляется вероятным, что секреция попадает в пищеварительный тракт эмбриона либо через рот, либо через открытые дыхальца.[517] У одного вида, *Pteroplatea micrura*, его длинные и сильно сосудистые и железистые трофонематиты собраны в два пучка, которые через огромные дыхальца заносятся в глотку эмбрионов, которых может быть от одного до трех, а питательные трофонематиты проникают в глотку эмбрионов. секреция, по-видимому, переваривается в пищеварительном тракте эмбриона и всасывается кровеносными сосудами плода (рис. 247). У некоторых акул, как и у большинства видов *куньих*, развивается плацента, когда пищевой желток в желточном мешке эмбриона почти израсходован. Складки или выступы из сильно сосудистой стенки желточного мешка соединяются с аналогичными сосудистыми складками выстилающей оболочки матки, и происходит диффузия питательного материала из материнской крови в кровеносных сосудах матки в кровь плода в сосудах желточного мешка.[518] У каждого эмбриона есть своя плацента, а у *Mustelus antarcticus* маточная часть яйцевода разделена перегородками на несколько камер, каждая из которых содержит по одному эмбриону.[519] Следует отметить, что у живородящих видов образуется отчетливая, но очень тонкая, нежная яйцеклетка, иногда даже с зачатками усиков, которые могут либо сохраняться, либо выбрасываться в матке. Гренландская акула (*Laemargus borealis*) уникальна среди прямокрылых. Его икринки маленькие и не защищены оболочками, и считается, что их оплодотворение происходит в воде после отложения, как и у большинства рыб.

Ископаемые останки эласмобранчей в форме шипов-плавников (ихтиодорулитов) и кожных зубчиков, ассоциированных с различными остракодермами (Coelolepidae, Pteraspidae и Cephalaspidae), являются одними из самых ранних несомненных признаков жизни позвоночных. Впервые они появляются в костном слое Верхнего Ладлоу и в силурийских породах в других частях Европы и в Северной Америке; и в большем или меньшем изобилии эта группа представлена почти в каждый последующий геологический период. Нельзя сказать, что эта группа демонстрирует признаки упадка, поскольку эласмобранксы все еще выживают в явно не уменьшившемся количестве и разнообразии в современной морской фауне.

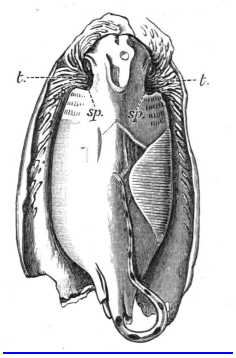


Рис. 247.—Эмбрион индийского скатообразного (*Pteroplatea micrura*), видимый при раскрытии матки. *m. н.*, Два пучка трофонематит, вставленных в дыхальца, *sp*, *sp*. (От Wood-Mason и Alcock.)

Эласмобранчовые, безусловно, очень примитивная раса рыб. Их самые ранние представители, о строении которых у нас есть какие-либо точные сведения (например, *кладоселах* и *плевракантус*), во многих отношениях являются наиболее архаичными из известных гнатостоматозных черепных, и среди таких типов, как эти, мы можем обоснованно искать предков всех или большинства оставшихся групп рыб. О *Pleuracanthus* было хорошо сказано, что "это форма рыб, которая могла бы с небольшими изменениями стать селахианским, дипноанским или кроссоптеригиальным",[520] в то время как состояние первичной верхней челюсти у хондростового *полиодона* предполагает, что даже более примитивные Actinopterygii имели эласмобранковое происхождение. Важные исследования доктора Тракуэра также делают весьма вероятным, что древние остракодермы могли претендовать на родство через своих целолепидных предков с каким-то примитивным типом эласмобранчей; и в пределах группы имеется достаточно доказательств того, что дифференциация происходила по многим расходящимся линиям, из которых у нас есть примечательные примеры в таких специализированных ответвлениях, как Acanthodei и Holocephali, не говоря уже о нескольких высокоспециализированных семействах, которые вымерли в последовательные периоды истории группы.

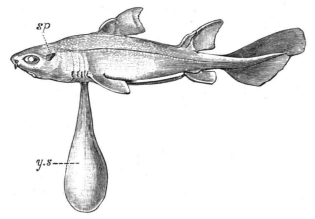


Рис. 248.—Акула-эмбрион с желточным мешком (*y.s*); *sp*, дыхало.

Отряд I. Pleuropterygii.

Единственным определенным представителем этой группы является палеозойская форма *Cladoselache*, вероятно, самый примитивный эласмобранч из известных в настоящее время (рис. 249). Удлиненный и несколько цилиндрической формы, *Кладоселаш*[521] имеет конечный рот, пять или, возможно, семь пар жаберных щелей и пару органов обоняния,

расположенных сбоку от конца морды. Присутствуют широкие треугольные грудной и брюшной плавники, низкий передний и задний спинные плавники, лишенные шипов, и гетероцеркальный хвостовой плавник с гомоцеркальными тенденциями, но анальный плавник пока не обнаружен.

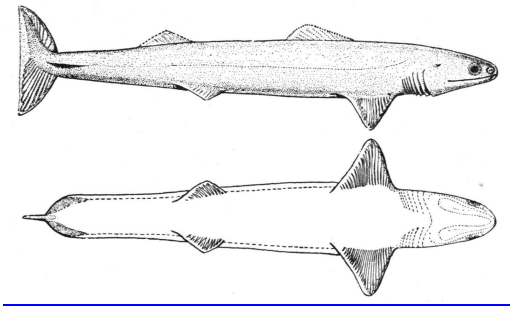


Рис. 249.—Реставрация *Cladoselache fyleri*. Вид сбоку и вентрально. (От Паркера и Хасвелла, в честь Дина.)

Экзоскелет состоит из мельчайших ромбовидных зубчиков, которые окружают тело и выходят на поверхность плавников, а также окологлазничного кольца из нескольких концентрических рядов маленьких квадратных пластинок. Боковая линия в виде бороздки между двумя рядами зубчиков проходит вдоль каждой стороны тела. Хорда стойкая. Кальцинированные нервные и гемальные дуги (базидорсальные и базивентральные) наблюдались в каудальной области, где они численно соответствуют остаткам миотомов, но междорсальные или межкалярные дуги, по-видимому, отсутствуют. Верхняя и нижняя челюсти, схожие по размеру и форме, по-видимому, поддерживаются подъязычно-нижнечелюстным хрящом; следовательно, череп гиостильный. Эндоскелетные опоры грудных и особенно брюшных плавников имеют более примитивное расположение, чем у любых других рыб. Они простираются почти до дистальных краев плавников, где, по-видимому, пересекаются с проксимальными концами слабо развитых цератотрихий (рис. 145). Расширение плавников в горизонтальной плоскости, постепенное переход от их широких оснований к бокам тела и сходство между их радиальными и поддерживающими срединными плавниками наводят на мысль о происхождении парных плавников из непрерывных боковых складок. Кламмеры отсутствуют. Зубной ряд хорошо развит, и несколько рядов зубов, по-видимому, функционируют одновременно. Каждый зуб состоит из широкого основания, поддерживающего длинный заостренный центральный выступ и различное количество похожих по форме, но гораздо более коротких боковых выступов. Зубы в различных поперечных рядах снаружи внутрь плотно прижаты друг к другу за счет сцепления или наложения их оснований.

Семейство 1. Кладоселахидные.—Несколько видов *кладоселашей*, варьирующих от 2 до 5 футов в длину, были обнаружены в Кливлендских сланцах (верхний девон) в штате Огайо. Отдельные зубы, похожие на зубы *кладоселашей*, встречаются в нижнем каменноугольном периоде Европы, Индии и Северной Америки и были отнесены к различным видам рода *Cladodus*, но, за одним исключением, о строении этих рыб больше ничего не известно, и, следовательно, их родство с *кладоселашами* сомнительно. *C. neilsoni*,[522] из нижнего каменноугольного периода (известковые песчаники) Килбрайда в Шотландии, имеет совсем

другой тип грудного плавника, который, по-видимому, явно односерийный. но занимает промежуточное положение по строению между бисериальным плавником *Pleuracanthus* и плавником современных акул. Есть несколько других родов из девона и нижнего каменноугольного периода, чьи претензии на включение в эту группу основаны не на лучшем основании.

Порядок II. Ихтиотоми.

Хотя рыбы, входящие в эту группу, более специализированы, чем Pleuropterygii, они представляют собой чрезвычайно обобщенный тип эласмобранчей, который, как уже указывалось, вполне мог быть предком более чем одной группы рыб. У типичного рода *Pleuracanthus*[523] (рис. 250)[524] тело удлиненное, но слегка вдавленное, с оконечным ртом и сужающимся дифицерковым хвостом, окаймленным сверху и снизу непрерывным хвостовым плавником. Присутствуют длинный спинной плавник, два маленьких анальных плавника и хорошо развитые парные плавники с суженными основаниями. Голова вооружена выступающим зазубренным спинным хребтом, но сомнительно, чтобы на ней присутствовали кожные зубчики (шагреневая кожа). Позвоночный столб расположен в центре, а стойкая хорда поддерживает ряд базидорсальных хрящей, которые чередуются с небольшими междудорсальными суставами, ряд базивентральных суставов, поддерживающих небольшие ребра, а в каудальной области хорошо развиты гемальные дуги. Спинной плавник поддерживается тонкими трехсегментированными радиалиями, которых, по-видимому, в два раза больше, чем нервных дуг в туловище; но в спинной доле хвостового плавника количество этих двух структур совпадает. Удлиненные вентрально гемальные отростки являются единственными эндоскелетными опорами нижней доли хвостовой кости. Корако-лопаточные хрящи с противоположных сторон остаются отчетливыми, и каждый поддерживает бисериальный плавник. Тазовый пояс представлен парой небольших хрящей, поддерживающих базиптеригию. Брюшные плавники односерийные, с постаксиальными скелетными опорами для застежек у самцов. Как срединный, так и парный плавники снабжены краевыми кератотрихиями. Череп, вероятно, амфистильный. Присутствуют пять, возможно, шесть или семь жаберных дуг, несущих скопления мельчайших зубчиков. Отсутствуют окологлазничные пластинки. Все эндоскелетные структуры частично кальцинированы. Зубы трехстворчатые, каждый с двумя длинными расходящимися боковыми выступами и небольшим срединным выступом; широкие основания зубов накладываются друг на друга и соединяются друг с другом с помощью фасеток.

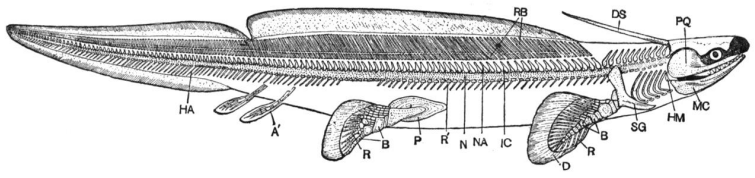


Рис. 250.—Восстановление *плевраканта дюшени*. A' - брюшной плавник; B - базальные хрящи парных плавников; D - кератотрихии; DS - голова-позвоночник; HA - гемальные дуги; *HM* - подъязычная кость; IC - междорсальные хрящи; MC - хрящ Меккеля; N - хорда; NA - нервная дуга; P - предполагаемый тазовый хрящ; треугольный хрящ за ним - базиптеригий; PQ - небно-квадратный; *R* - радиалии парных плавников; *R'*, ребро; *RB*, радиальная часть спинного плавника; *SG*, плечевой пояс. (От Паркера и Хасвелла, в честь Дина.)

Семейство 1. Pleuracanthidae.— Единственное семейство, включенное в группу, простирается от нижнего каменноугольного периода до нижней перми. В этих пределах семейство широко распространено в различных формациях Великобритании, Континентальной Европы, Нового Южного Уэльса (Нижняя формация Хоксбери) и Северной Америки. *Pleuracanthus*, из которых были найдены полные скелеты и черепа, является наиболее известным родом.

Порядок III. Акантодеи.

Рыбы, входящие в состав Acanthodei[525], могут рассматриваться как высокоспециализированное конечное ответвление от какой-то примитивной расы ранних эласмобранчей. На эласмобранковое родство акантодеев указывают их экзоскелет из шагреневых бугорков; полностью гетероцеркальный хвост; отсутствие крышечки, внешние жаберные щели, по-видимому, обнажены; положение боковой линии туловища между двумя рядами шагреневых зубчиков; природа мощных шипов в соединении со спинным и анальным, а также грудным и брюшным плавниками; и формирование твердых частей скелета без окостенения, включающего наличие костных клеток. , но путем кальцификации хряща или более поверхностных мембранозных или волокнистых путей. С другой стороны, можно отметить, что акантодеи, по-видимому, подверглись значительной специализации на линиях, в некоторых отношениях параллельных тем, которые ознаменовали эволюцию телеостоми, но методами, которые являются простым преувеличением признаков, обычно характерных для эласмобранксов. Возможно, наиболее яркую иллюстрацию этого можно увидеть в развитии разновидности вторичного черепа путем расширения процесса кальцификации в отличие от окостенения. Отсюда наличие мембранозных кальцинатов на верхней и нижней челюстях, развитие которых пропорционально размеру зубов, которые они поддерживают, и меньших вкладывающих пластинок свода черепа. Подобные обызвествления экзоскелета, когда они наиболее развиты (например, *диплацантус*), образуют неполную дугу в спинном направлении, по-видимому, соответствующую вторичному грудному поясу для поддержки крепких грудных отростков, в котором можно распознать элементы, аналогичные ключицам или ключице и инфраключицам. Каждый грудной отросток образует предосевой край плавника, а за ним находится ряд цератотрихий. Об эндоскелетных опорах ничего не известно, но, принимая во внимание природу и пропорции грудных отростков, можно сделать вывод, что элементы внешнего скелета плавников преобладают над первыми в такой степени, которая наблюдается только в других костистых частях тела.

По-видимому, хорда устойчивая, имеются длинные и тонкие нервные и кровеносные дуги, но отсутствуют ребра. Кожные зубчики однородны по размеру и настолько малы, что придают коже зернистый вид. По структуре они толстые, с плоской, покрытой эмалью, часто скульптурной, внешней поверхностью, четырехугольной или ромбической формы и плотно прилегают друг к другу. Зубы либо отсутствуют, либо очень мелкие, но иногда (например, у *акантодопсиса* и *ишнакантуса*) они немногочисленны и крупные, конической формы, иногда с мелкими выступами между более крупными зубами. Застежки отсутствуют. Акантодеи - это маленькие рыбки, большинство из которых менее 0,3 м в длину и обитают от верхнего силура до Нижней перми включительно. Признаны две семьи.

Семейство. 1. Diplacanthidae.—Присутствуют два спинных плавника. Обычно имеется ряд боковых шипов, тянущихся вдоль каждой стороны тела между грудными и брюшными плавниками. Исключительно верхнего силура и девона.

Роды *Diplacanthus*, *Climatius*, *Parexus*, *Euthacanthus* и *Ischnacanthus* все найдены в Нижнем Древнем Красном песчанике Шотландии. *Климатус* и *диплацантус* также представлены в девонском периоде Канады.

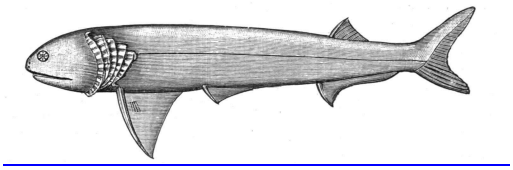


Рис. 251.—Восстановление *Acanthodes wardi*. Каменноугольный период Англии и Шотландии. (От Смита Вудворда.)

Семейство 2. Acanthodidae.—Единственный спинной плавник; боковые шипы рудиментарные или отсутствуют. От нижнего девона до нижней перми.

Широко распространенный род *Acanthodes* (рис. 251) представлен в Нижнем олд-Реде Шотландии, девоне Сибири и Канады, каменноугольном периоде Англии и Шотландии и нижней перми Франции, Германии и Богемии. *Acanthodopsis* (Меры угля), а также *Mesacanthus* и *Cheiracanthus* (Нижний Старый красный) - остальные роды.

Порядок IV. Плагиостоми.

Голова вытянута перед вентрально расположенным ртом в виде более или менее выступающей преоральной трибуны, позвоночный столб состоит из чередующихся бази- и межкорсальных хрящей, обычно поддерживаемых более или менее хорошо развитой центральной хордой. Грудные и брюшные плавники односерийные. Присутствуют тазовый пояс и застежки. За исключением двух семейств, жаберных дуг и расщелин неизменно пять. Крышечная кость не развита.[526]

Подотряд 1. Селахии.

Тело удлиненное или веретенообразное, незаметно переходящее в мощный плавающий хвост. Грудные плавники среднего размера, с суженными основаниями; не сливаются с боковыми сторонами головы. Жаберные щели расположены сбоку. Центр позвонка обычно астероспондильный или циклоспондильный.

В этот подотряд входят такие типичные эласмобранчовые, как современные акулы и рыбы-собаки, а также многочисленные ископаемые представители, начиная с каменноугольного периода и, вероятно, с еще более ранних периодов и до наших дней.

Семейство. 1. Notidanidae.—Тело умеренно вытянутое, спинной плавник без костей напротив анального. Рот вентральный; ноздри вентральные, у оконечности морды, без ороносовых бороздок. Жаберных дуг и расщелин шесть или семь. Межотраслевые перегородки лишены краевых выступов. Хорда стойкая и непрерывная, частично суженная простой центральной хордой, каждая из которых состоит из двух отдельных колец, без концентрических или радиальных пластинок, за исключением одного вида (*Notidanus cinereus*), который демонстрирует слабый астероспондилизм в хвостовых позвонках. Череп амфистильный. Зубы, непохожие на две челюсти; зубы на верхней челюсти обычно с большим центральным выступом и меньшими боковыми выступами; зубы на нижней челюсти гребнеобразные, каждый из которых состоит из многочисленных градуированных заостренных выступов, наклоненных в одном направлении и опирающихся на длинную базальную пластинку.

Очень немногие виды, входящие в это семейство, широко распространены в тропических и субтропических регионах Атлантического и Тихого океанов. *Notidanus* (*heptanchus*) *cinereus*, имеющий семь жаберных дуг и расщелин, обитает в Средиземном море и Атлантике. *N*. (*hexanchus*) *griseus*, имеющий шесть жаберных дуг и расщелин, имеет аналогичное распространение, но помимо того, что он время от времени посещает британские побережья, он нередок на Кубе в Вест-Индии. Говорят, что он вырастает в длину до 26 футов.

Ископаемые останки *нотидануса*, главным образом зубы, встречаются в средней и верхней юре, в меловом периоде, а также в эоцене и плиоцене Англии и Континента.

Семья. 2. Chlamydoselachidae (Гребнистые акулы).—Тело сильно удлиненное. Срединные плавники, как у *нотидануса*. Рот почти конечный. Ноздри боковые, почти конечные, без ороносовых бороздок. Жаберных дуг и расщелин шесть. Внешние края межреберных перегородок образуются в виде перекрывающихся кожных складок, первая из которых развивается из подъязычной дуги и перекрывает подъязычно-жаберную щель, подобно рудиментарной крышке. Позвоночный столб такой же, как у представителей предыдущего семейства, но в задней части туловища хорда не ограничена и однородна по диаметру, центральная часть отсутствует. Череп подъязычный. Боковая линия с открытой бороздкой. Зубы на обеих челюстях одинаковые, каждый состоит из широкой базальной пластинки, поддерживающей три тонких изогнутых выступа, разделенных парой гораздо меньших выступов.

Единственным известным ныне живущим видом является *Chlamydoselachus anguineus* (рис. 252),[527] который встречается в Тихом океане близ Японии, на глубоководье у Мадейры, а также у Азорских островов и побережья Норвегии. Он достигает длины от 4 до 5 футов. Зубы из плиоценовых отложений Тосканы были отнесены к вымершему виду, *C. lawleyi*.

Почти ничего не известно о повадках Notidanidae и Chlamydoselachidae. Очевидно, что они являются близкородственными формами, и по необычному количеству их жаберных щелей и жаберных дуг, а также по состоянию позвоночного столба также очевидно, что они являются самыми архаичными из современных селахийцев.

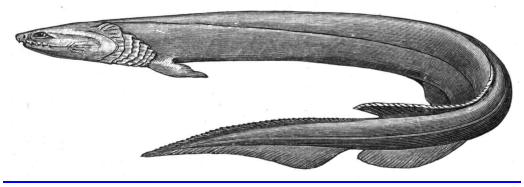


Рис. 252.—*Хламидоселах ангинский*. (From Günther.)

Семейство 3. Heterodontidae (Бычьи акулы).Голова большая и высокая, с тупой мордой, немного выступающей перед маленьким и почти конечным ртом, и с выступающими надглазничными гребнями. Туловище толстосаженное и несколько трехгранное, покрыто тонкой шагреневой кожей. Ноздри вентральные, но почти конечные, с ороносовыми бороздками. Дыхальца маленькие, под глазами. Два спинных плавника, каждый с позвоночником спереди, первый напротив промежутка между грудными мышцами и тазом, второй перед анальным. Центральная часть позвонка астероспондильная, когда полностью развита. Небно-квадратные хрящи с обширным сочленением с боковыми сторонами преорбитальных областей черепа, нормальная подвеска подъязычного черепа (подъязычно-нижнечелюстные хрящи) играет незначительную роль в их поддержании. Зубной ряд одинаков на обеих челюстях. Зубы в симфизах многочисленные, мелкие и конические, у молодых снабжены тремя-пятью остриями; те, что сзади, широкие и подушкообразные, расположены косыми рядами, причем зубы, образующие два средних ряда, намного крупнее, чем зубы спереди или сзади. Живые виды, яйцекладущие. Яйцеклетки крупные, с наружной спиральной пластинкой (рис. 245).

Около четырех видов, принадлежащих к одному роду, *Heterodontus* (= *Cestracion*) (рис. 253), или, возможно, к двум, представляют это сокращающееся семейство. Все они обитают в Тихом океане (Япония, Амбойна, Австралия, Галапагосские острова и калифорнийское побережье Северной Америки). Мало что известно об их привычках. Они питаются в основном моллюсками, раковины которых дробятся их массивными скрежещущими зубами. Разные виды различаются по размеру от 2 до 5 футов.

Heterodontidae были наиболее характерными и распространенными акулами мезозойского периода. Среди вымерших родов *Hybodus* простирается от среднего триаса до нижнего мела (Уилден); родственный род, *Acrodus*, от среднего триаса до верхнего мела (Голт). *Палеоспинакс* встречается в Лиасе и, возможно, в Верхнем Триасе. *Synechodus* относится к меловому периоду, а *Asteracanthus* с большими крючковатыми шипами на голове характерен для средней и верхней юры. Можно утверждать о еще большей древности Heterodontidae, если, что не является невероятным, к этому семейству принадлежат такие палеозойские акулы, как *Orodus*, *Sphenacanthus*, *Tristychius* (каменноугольный период) и *водника* (пермский период). Многие ихтиодорулиты, вероятно, являются шипами различных вымерших гетеродонтид.

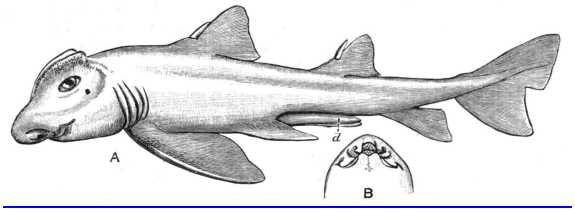


Рис. 253.—Акула порта Джексон (*heterodontus philippi*). **A**, вид сбоку; **B**, рот и ноздри. *d*, застежка. (Из образца, хранящегося в музее Кембриджского университета.)

Семейство 4. Cochliodontidae.[528]— Это палеозойское семейство включает ряд акул, вероятно, относящихся к Heterodontidae, но о которых мало что известно, кроме их зубных рядов. Зубы в некоторых отношениях похожи на зубы *гетеродонта*, за исключением того, что те, которые, по-видимому, соответствуют одному или обоим средним рядам последнего рода, имеют тенденцию срастаться и образовывать несколько больших, выпуклых и часто спиралевидных пластинок. Типичные кохлиодонты относятся исключительно к каменноугольному периоду (Европа и Северная Америка). *Psephodus*, *Pleuroplax*, *Deltodus*, *Poecilodus*, *Cochliodus*, *Deltoptychius*, *Helodus* и *Menaspis* (пермский) являются характерными родами. Вероятно, некоторые ихтиодорулиты, описанные под различными родовыми названиями, принадлежат к этому семейству.

Семейство 5. Psammodontidae.Зубы крупные, плоские или слегка изогнутые, продолговатые или четырехугольные, расположенные в один, два или более продольных рядов. Известны только зубы, и по различиям в их форме, размере и отметинах на поверхности были распознаны роды *Psammodus*, *Archeobatis* и *Copodus*. Семейство приурочено к нижнему карбону Великобритании и Ирландии, России, Бельгии и Северной Америки.

Семейство 6. Petalodontidae.— Зубы поперечно удлиненные, с тупой или остроконечной коронкой, отделенные от единственного или множественного корня суженной шейкой и расположенные поперечными и продольными рядами, похожими на мостовую; внешний скелет из гладких, овальных, округлых или четырехугольных шагреневых зубчиков. Известны только зубы и у некоторых родов кожные зубчики, за исключением *янессы*, которая имеет лучеобразное тело с большими грудными плавниками, вытянутыми к голове. Семейство в основном приурочено к каменноугольным формациям Великобритании, Европы и Северной Америки. *Petalodus*, *Janessa* (также представлены в перми), *Glossodus*, *Polyrhizodus* и *Callopristodus* являются характерными родами.

Семейство 7. Scylliidae (Рыбы-собаки).Спинных плавников всего два, маленьких и без шипов, первый над брюшными плавниками или позади них, второй обычно позади анального. Хвост не загнут вверх или слегка загнут так, без боковых килей. Дыхальца присутствуют. Мигательные перепонки отсутствуют. Позвонки астероспондильные. Зубы мелкие, каждый со средним выступом и от одного до четырех маленьких выступов с каждой стороны. Яйцекладущий. Яйценоски (рис. 246) крупные, четырехугольные, с длинными извивающимися усиками по углам для прикрепления.

В род *Scyllium* входят настоящие рыбы-собаки (рис. 254). Этот вид представляет собой прибрежных рыб небольшого или среднего размера и широко распространен в умеренных и тропических морях, на глубинах, как правило, не превышающих 400 морских саженей. Два вида, *S. canicula* и *S. catulus*, распространены на британских побережьях, обитают у дна и питаются ракообразными и моллюсками. Родственная форма, *Pristiurus*, также распространена в европейских и британских водах. *Chiloscyllium* - широко распространенный род, простирающийся от мыса Доброй Надежды через Индийский океан до побережий Австралии, Китая и Японии. *Стегостома тигриная* из Индийского океана достигает длины

10-15 футов и примечательна своей красивой окраской в виде темных полос на желтом фоне, которая дала название Тигровой или зебровой акуле. У пелагического рода *Ginglymostoma* конечная часть хвоста загнута вверх и достигает длины от 6 до 12 футов. Он представлен видами в Индийском океане и тропических частях Атлантики (Вест-Индия и западное побережье Мексики). *Crossorhinus* включает виды крупных размеров, некоторые из которых достигают 10 футов в длину. Это наземные акулы, часто посещающие побережья Австралии и Японии, которые лежат на дне, высматривая свою добычу, и в соответствии с этой привычкой их окраска очень похожа на окраску окружающей среды.[529] Крупная североатлантическая акула (*Pseudotriakis microdon*), о которой известно только два экземпляра, один пойман на побережье Португалии, а другой, длиной 10 футов, у берегов Лонг-Айленда, на атлантическом побережье Северной Америки, имеет общие признаки Scylliidae, за исключением того, что первый спинной плавник находится напротив промежутка между грудным и брюшным плавниками. Некоторые сциллииды обитают на больших глубинах, *Сциллиум* (*Scylliorhinus*) *profundorum* был добыт с глубины 816 морских саженей в Северной Атлантике.[530]

Рис. 254.— Самка рыбы-дога (*Scyllium canescens*) с юго-западного побережья Южной Америки. (From Günther.)

Большинство ископаемых Scylliidae принадлежат к существующим родам. Самые ранние известные представители семейства встречаются в верхней юре (литографский камень Баварии), где почти полностью обнаружены вымершие роды *Palaeoscyllium*, близкие родственники существующих *Scyllium* и *Pristiurus*. *Сам*сциллий простирается от мелового периода до различных третичных образований. Вид *Chiloscyllium* был зарегистрирован в третичных периодах миоцена, а отдельные зубы *Ginglymostoma* - в эоцене Бельгии и Северной Америки. Вымерший род (*Mesiteia*), который встречается в верхнем мелу горы Ливан и верхнем эоцене Монте-Болька, примечателен тем, что его боковые сенсорные каналы заключены в серию неполных кальцифицированных колец, как у голоцефалов.

Семейство 8. Carchariidae.—Акулы с двумя спинными плавниками, первый перед брюшными плавниками, а второй напротив анального плавника, оба лишены шипов. Хвост без боковых килей. Преоральная трибуна удлиненная. Рот в форме полумесяца. Глаза с мигательными перепонками. Дыхальца маленькие или отсутствуют. Позвонки астероспондильные. Зубы обычно состоят из одного треугольного выступа, с гладкими, заостренными или зазубренными краями, редко с базальными выступами; обычно с осевой впадиной, когда они полностью развиты. Живородящий. Семейство насчитывает около двадцати родов и около шестидесяти видов; встречается во всех морях, часто в середине океана. Среди наиболее важных родов можно упомянуть *Carcharias* (*Carcharhinus*), *Galeocerdo*, *Triakis*, *Thalassorhinus*, *Galeus*, *Mustelus* и *Scylliogaleus*.

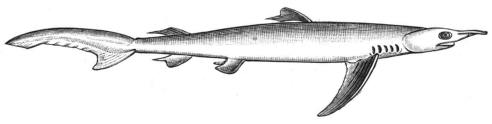


Рис. 255.— Голубая акула (*Carcharias glaucus*). (From Müller and Henle.)

Виды *кархарий* встречаются почти во всех тропических и субтропических морях. Род является довольно обширным, и группы его видов были выделены в подроды под названиями *Prionodon*, *Hypoprion*, *Scoliodon*, *Aprionodon*,[531] и др. Одним из наиболее широко распространенных из тридцати-сорока видов является голубая акула, *C*. (*Prionodon*) *glaucus* (рис. 255), обитающая в Атлантическом и Тихом океанах, которая может достигать длины 25 футов, хотя молодые формы, нередко отлавливаемые в британских водах, не превышают 6-8 футов. Это стройная, быстрая пелагическая акула, сланцевато-синего цвета сверху и белого снизу, прожорливая охотница на других рыб. *C. nicaraguensis*, акула длиной около 7 футов, обитает в озере Никарагуа и его впадении в Рио-Сан-Хуан и является одной из очень редких исключительно пресноводных акул. *Галеосердо* - крупная акула, обитающая в умеренных и тропических водах, но один вид, *G. arcticus*, обитает только в арктических морях. Говорят, что пестрая *G. tigrinus*, или Вест-Индийская тигровая акула, достигает длины от 15 до 20 футов. Род *Galeus* включает мелких акул, широко известных как "Топес", которые распространены почти во всех тропических и умеренных морях. Британский вид, *G. canis*, длина которого колеблется от 4 до 6 футов, является донной рыбой, питающейся моллюсками, ракообразными, морскими звездами и мелкой рыбешкой. Различные виды *куньих*, или "Гончих собак", напоминают Топов по своим повадкам и распространению. Питаясь в основном моллюсками и ракообразными, зубной ряд утратил резкий одностворчатый тип, характерный для большинства других Carchariidae, и приспособлен для дробления и перемалывания, зубы плоские, без острых выступов и расположены рядами, похожими на мостовую. Два вида, *M. vulgaris* и *M. laevis*, в изобилии встречаются на побережьях Европы и Британских островов. *Scylliogaleus*, который сочетает в себе общие признаки *горностая* с ноздрями, похожими на ноздри *сциллии*, известен только по единственному экземпляру с побережья Натала.[532]

Carchariidae - сравнительно современные акулы. Никаких несомненных останков не известно ранее эоцена, в котором, как и в последующих миоценовых и плиоценовых отложениях, они представлены в основном своими характерными зубами. Вымершие ископаемые роды немногочисленны, и в том, что касается их зубных рядов, они мало чем отличаются от своих ныне живущих собратьев.

Семейство 9. Sphyrnidae (Молотоголовые акулы).—По своим общим признакам молотоголовые акулы сходны с Carchariidae. Однако они отличаются замечательной формой головы, которая разделена на две заметные боковые доли, поддерживаемые изнутри соответствующими хрящевыми выростами из посторбитальной и латеральной решетчатой или носовой областей черепа, с глазами на их дистальных концах и ноздрями по отношению к их передним краям. Один род и пять видов.

Сфирниды - обитатели почти всех тропических и субтропических морей. *Сфирна* (*Zygaena*) *tudes* встречается в Средиземном море, а *S. zygaena* - очень редкий посетитель британских берегов. Экземпляр длиной более 13 футов был пойман в Илфракомбе в 1865 году, а другие образцы были взяты у берегов Банфшира, в Ньюлине в Корнуолле, в Ярмуте и в заливе Кармартен.[533] Форма головы отличается у разных видов, и у молодых форм особенности взрослой особи менее выражены. У шляпочной акулы (*S. tiburo*) (рис. 256, А) голова имеет форму полумесяца или почки с выраженными заднебоковыми углами, и между этим типом головы и более выраженным "молотком" у *S. zygaena* (рис. 256, Б) у других видов

наблюдается почти идеальная градация. Молотоголовые - прожорливые акулы, обычно обитающие в глубокой воде, и они могут достигать длины 15 футов. Целых тридцать семь эмбрионов были взяты из яйцеводов самки длиной почти 11 футов.[534]

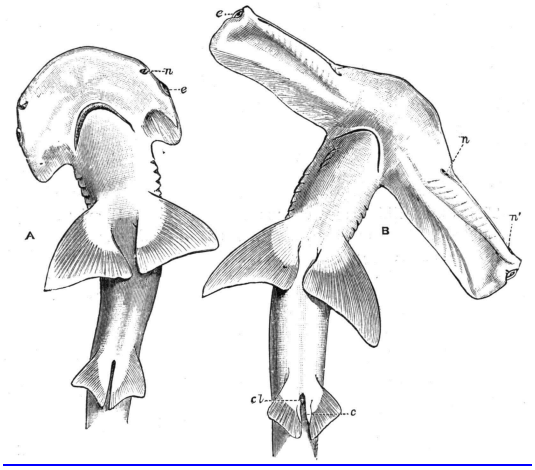


Рис. 256.— Вид головы и туловища с брюшка (**A**) молодой шляпной акулы (*Sphyrna tiburo*) и (**B**) молодого самца молотоголовой акулы (*S. zygaena*). *c*, Застежка; *cl*, отверстие клоаки; *e*, глаз; *n*, ноздря; *n'*, носовая борозда.

Зубы, отнесенные с большей или меньшей вероятностью к *сфирне*, обнаружены в миоцене Европы и Северной Америки.

Семейство 10. Ламниды (морские акулы).—Крупные, крепкотелые акулы с двумя спинными плавниками, первый сразу за грудными плавниками, второй, маленький, напротив малого анального плавника; оба без шипов. Хвост с выступающими боковыми килями с каждой стороны. Мигательные перепонки отсутствуют. Дыхальца мелкие или отсутствующие. Жаберные щели очень широкие. Оронозовых борозд нет. Позвонки астероспондильные. При полном развитии зубы твердые.

У рода *Lamna*, к которому относятся акулы-порбигли, зубы крупные, каждый из которых состоит из длинного узкого центрального выступа, обычно с более мелкими выступами у основания. Обыкновенная морская акула (*L. cornubica*), свирепая пелагическая акула, которая может достигать длины 10 футов, часто обитает в Северной Атлантике и Северной части Тихого океана (рис. 257). Его часто ловили у берегов Великобритании и Ирландии сетями для ловли макрели или лосося, или лесками, проложенными для кормовых рыб. Родственный род, *Isurus*, представлен видами на атлантическом побережье Северной Америки, в Средиземном море и соседних частях Атлантики, а также в Азиатских морях. *Carcharodon rondeletii*[535] - пелагическая акула с большими треугольными мелкозубыми зубами без базальных остриев, обитает во всех тропических и субтропических морях от Средиземного моря до Австралии и Новой Зеландии. Это одна из самых крупных и грозных акул, и, как говорят, она достигает в длину 40 футов. О ее привычках размножения ничего не известно. *Одонтаспис*, у которого есть мельчайшие пористые дыхальца, но нет боковых хвостовых килей, - акула средних размеров, обитающая в основном в Атлантике, но встречающаяся также в Средиземном море и Южной части Тихого океана. Зубы у него длинные, шиловидные, с маленькими базальными остриями.

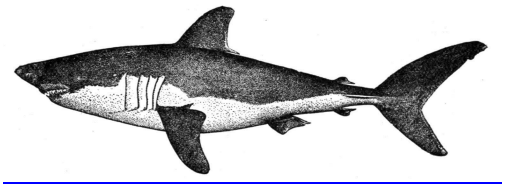


Рис. 257.— Обыкновенная морская акула (*Lamna cornubica*). (От Паркера и Хасуэлла, в честь Бэшфорда Дина.)

Акула-молотилка, или лисья акула (*Alopecias vulpes*), отличается необычайной длиной верхней доли хвостового плавника, которая такая же длинная, как и все остальное тело (рис. 258). Его зубы среднего размера, треугольной формы и без зазубрин. "Молотилка" широко распространена, она в изобилии обитает в Атлантическом и Тихом океанах, помимо того, что является самой распространенной из крупных акул, часто посещающих британские побережья. Он вырастает до 15 футов в длину, из которых хвост составляет по меньшей мере половину. Совершенно безобидный для человека молотильщик питается косяками более мелких костистых рыб, таких как сардины, сельдь и кильки. Во время кормления он плавает постепенно уменьшающимися кругами вокруг отмели, разбрызгивая воду своим длинным хвостом и сбивая своих жертв в такую кучу, что они становятся легкой добычей. Замечательная пластинчатая акула (*Mitsukurina owstoni*),[536] у которой морда превращена в "длинную, плоскую, гибкую, листовидную лопасть", несколько напоминающую морду *полиодона*, но более узкую и заостренную, с вытянутыми челюстями и крупными дыхальцами, водится на глубоководье недалеко от Иокогамы и может оказаться в целом идентичной меловой акуле *Scapanorhynchus*.[537]

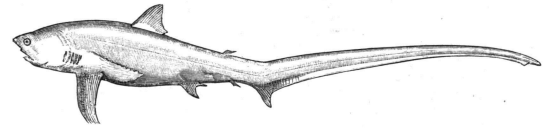


Рис. 258.— Акула-молотилка (*Alopecias vulpes*). (От Джордана и Эверманна.)

Точно известно, что пластинчатые акулы существовали только в верхнемеловых формациях, в которых, а также в различных третичных отложениях, обнаружены зубы, неотличимые от зубов существующих родов *Lamna*, *Odontaspis* и *Carcharodon*. Интересный род *Carcharodon* насчитывает один вымерший вид в меловом периоде и несколько других, распространенных в третичных формациях почти во всех частях света. Зубы некоторых третичных видов достигают 5 дюймов по краю и 4 дюймов в основании, и очевидно, что они принадлежали акулам настолько гигантских размеров, что полностью затмевают существующие виды. То, что эти гигантские ламниды вымерли совсем недавно, доказывается тем фактом, что похожие зубы были извлечены со дна Тихого океана. Зубы и отделенные позвонки из различных третичных отложений были отнесены к разновидностям *алопеций*. Целые рыбы с удлиненным рострумом и обширным анальным плавником из мелового периода горы Ливан были отнесены к вымершему роду, *Scapanorhynchus*.

Семья 11. Cetorhinidae (Гигантские акулы).—Два спинных плавника без шипов, передний посередине между грудным и брюшным плавниками. Хвост без боковых килей.

Мигательные перепонки отсутствуют. Дыхальца маленькие, расположены чуть выше углов рта. Жаберные щели широкие и имеют большую вертикальную протяженность, простираясь от спинной поверхности к брюшной. Зубы мелкие, очень многочисленные, конической формы, без зазубрин. Клешни самца снабжены роговидными зубчиками.

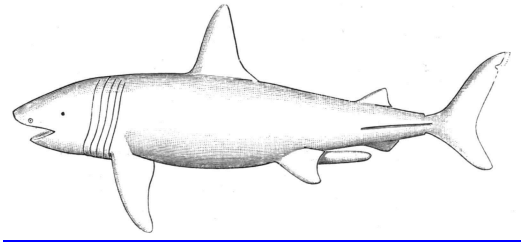


Рис. 259.Гигантская акула (*Cetorhinus* (*Selache*) *maximus*). (От Гуда и Бина.)

Единственный вид, входящий в это семейство, гигантская акула (*Cetorhinus* (*Selache*) *maximus*) - одна из крупнейших из ныне живущих рыб, достигающая длины 40 футов (рис. 259). Это пелагическая акула, обитающая в арктических морях, но кочующая так далеко на юг по разные стороны Атлантики, как Средиземное море, побережья Португалии и Вирджинии, а в Тихом океане - до побережья Калифорнии. Хотя обычно его описывают как северную форму, *Cetorhinus*, как известно, встречается в водах Австралии.[538] Он довольно распространен у берегов Шотландии, и его видели или отлавливали в различных точках западного побережья Ирландии, а восточного и южного побережий Англии. Эта рыба ведет стадный образ жизни, часто плавая косяками у поверхности. Название "Гигантская акула" было предложено из-за ее привычки неподвижно лежать на поверхности в теплую или безветренную погоду, как бы греясь на солнце, с торчащим из воды спинным плавником. Если на эту акулу не нападать, она тихая и безобидная. Он добывает пищу из мелких пелагических рыб, а также из морских беспозвоночных, которые отделены от воды бахромой длинных, тонких жаберных щупалец, которыми снабжены жаберные дуги. Когда-то эту рыбу загарпунивали и вылавливали у берегов Ирландии, Шотландии и Норвегии ради масла, получаемого из ее печени, но сейчас она не имеет большого экономического значения. О способе его размножения ничего не известно.

Вымершие виды *Cetorhinus* были обнаружены по отдельным позвонкам и изолированным зубам из отложений плиоценового возраста в Бельгии и Италии и, возможно, из еще более ранних третичных образований. Кожные шипы, подобные тем, что встречаются на застежках самцов существующих видов, встречаются на Антверпенской скале и на Красной скале в Саффолке.

Семейство 12. Rhinodontidae.—Два спинных плавника, без шипов, передний немного впереди брюшных плавников, второй напротив анального. Хвост с боковыми килями и ямкой у основания. Дыхальца маленькие. Мигательные перепонки отсутствуют. Рот и ноздри почти конечные. Зубы очень мелкие, многочисленные, конической формы.

Известенодин род, *Rhinodon*, с одним или двумя видами. Эти акулы очень широко распространены, экземпляры были замечены или пойманы в окрестностях Цейлона, на Сейшельских островах, на мысе Доброй Надежды, в Кальяо на побережье Перу, в Калифорнийском заливе и у побережья Флориды. *Ринодон*, вероятно, самая крупная

известная акула. Утверждается, что ее длина превышает 50 футов, но она совершенно безвредна. О ее повадках почти ничего не известно, но небольшой размер зубов и длина жаберных щелей, которые напоминают жабры гигантской акулы, наводят на мысль о подобном виде пищи.

Семейство 13. Spinacidae.—Два спинных плавника, первый перед брюшными плавниками. Анальный плавник отсутствует. Мигательная перепонка отсутствует. Дыхальца довольно крупные. Позвонки циклоспондильные. У разных родов зубы по-разному модифицированы.

Наиболее типичными представителями этого семейства являются колючие рыбы-собаки, которые отличаются наличием сильного позвоночника перед каждым спинным плавником. Они более многочисленны в регионах с умеренным климатом, чем в промежуточных тропиках. Наиболее важными родами являются *Acanthias*, *Centrina*, *Centrophorus*, *Spinax* и *Centroscyllium*. *Acanthias vulgaris*, пойманная или Проткнутая рыба-собака, является стадной, прожорливой акулой длиной около 3-4 футов, и ее часто можно увидеть огромными косяками по всему британскому побережью, особенно в летние месяцы. Это очень разрушительно для пищевых рыб, и его разрушительное действие приводит к серьезным потерям для рыбаков. *Акантия* живородящая. *Центрина сальвиани* - гораздо более мелкая акула, которая часто обитает в Средиземном море и Бискайском заливе; в редких случаях ее ловили у южного побережья Англии. *Центрофорус* встречается на глубоководье в Средиземном море и прилегающих частях Атлантики, а также у берегов Японии. *Центроцилий* встречается по разные стороны Северной Атлантики (Гренландия и Массачусетс) и в противоположном полушарии на Фолклендских островах. Глубоководная форма, *Paracentroscyllium*, была получена в Бенгальском заливе на глубинах от 285 до 405 морских саженей.[539]

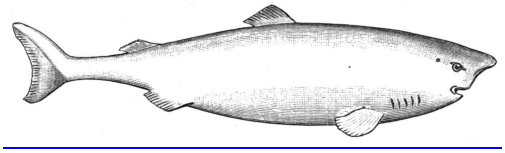


Рис. 260.— Гренландская акула (*Laemargus borealis*). (От Goode and Bean.)

Три оставшихся рода (*Scymnus*, *Laemargus* и *Echinorhinus*) отличаются от предыдущих отсутствием спинного шипа.

Scymnus lichia распространен в Средиземноморье и соседних частях Атлантики. Гренландская акула (*Laemargus borealis*) (рис. 260) - обитатель арктических регионов, кочующий на юг по разные стороны Атлантики вплоть до побережья Франции и Кейп-Кода. Это огромная неуклюжая акула, достигающая в длину 26 футов. Зарегистрированы многочисленные случаи ее поимки у берегов Великобритании, особенно в северных водах. Говорят, что гренландская акула является решительным врагом настоящего Кита, на которого она нападает, откусывая куски от его тела. *Scymnus* живородящий, *Laemargus* яйцекладущий, и последний уникален среди акул тем, что производит яйца, лишенные роговой оболочки, которые откладываются на морском дне. *Эхиноринус* имеет кожные зубчики в виде относительно больших округлых бугорков, каждый из которых увенчан пучком тонких шипиков. Известен только один вид, *E. spinosus*, крупная акула, достигающая длины 10 футов и часто обитающая на глубоководье у атлантических берегов Европы и Африки от Северного моря до мыса Доброй Надежды. Один экземпляр был взят на Кейп-Коде на восточном побережье Соединенных Штатов, а другой - у берегов Данидина, Новая Зеландия. С 1828 года был зарегистрирован отлов тридцати экземпляров в британских водах,[540] самая крупная самка 9 футов в длину.

Большинство существующих родов Spinacidae представлены зубцами или отдельно стоящими шипами в отложениях позднего третичного периода, но достоверно известно, что ни один из них не встречается ранее плиоцена.

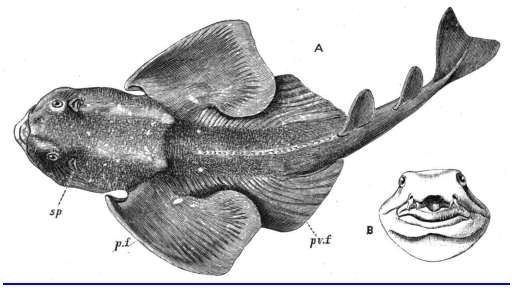


Рис. 261.— Акула-ангел (*Rhina squatina*). **A**, вид со спины; **B**, вид ротовых и носовых усиков. *p.f*, грудной плавник; *pv.f*, брюшной плавник; *sp*, дыхало.

Семейство 14. Rhinidae (Акулы-ангелы).Лучеподобные акулы с приплюснутыми головой и телом и почти оконечными ртом и ноздрями. Грудные плавники очень большие, горизонтально расширенные, но суженные у основания и не прилегающие к бокам головы или туловища. Два спинных плавника, оба маленькие, без шипов, расположены на хвосте позади брюшных плавников. Анальный плавник отсутствует. Дыхальца большие и серповидные. Позвонки тектоспондильные. Зубы конические и заостренные. Известен только один вид.

Rhina squatina, акула-ангел или рыба-монах (рис. 261), занимает промежуточное положение между обычными акулами и скатами как по внешнему виду, так и по внутреннему строению, но по своим повадкам больше похожа на лучевую, чем на акулью. В умеренных и тропических регионах обоих полушарий он почти космополитичен по своему распространению, часто посещая побережья Европы, включая Британские острова, Атлантическое и тихоокеанское побережья Северной Америки, а также берега Южной Австралии и Японии. Акула-ангел живородяща, производя на свет около двадцати детенышей одновременно. Нередко она вырастает до 5 футов в длину.

Ареал семейства простирается от верхней юры до настоящего времени. Виды *Rhina* представлены более или менее полными скелетами в литографском камне Баварии и в верхнем меловом периоде Вестфалии и Маунт-Ливана, а также зубами и позвонками в Английском мелу, а также в различных европейских третичных образованиях.

Семейство 15. Pristiophoridae.Преназальная часть головы и черепа, образующая длинную уплощенную трибуну, снабженную парой длинных щупалец на нижней поверхности и, как у рыб-пил, рядом крупных, зубовидных кожных зубчиков равного или неодинакового размера вдоль каждого из ее боковых краев. Два спинных плавника без шипов, первый перед брюшком. Анальный плавник отсутствует. Грудные плавники большие, отличаются от головы и туловища, с суженным основанием. Дыхальца крупные, серповидной формы. Зубцы мелкие, с коническим выступом и широким основанием.

Эти необычные акулы очень похожи на настоящих рыб-пил (Pristidae), но отличаются боковым расположением жаберных щелей, наличием ростральных щупалец и меньшим размером. Немногие известные виды принадлежат к роду *Pristiophorus*и обитают в Австралийском и Японском морях.

Pristiophorus представлен в верхнем меловом периоде горы Ливан и в отложениях миоцена.

Подотряд 2. Батоидеи.

Тело обычно дискообразной или ромбической формы, осевая часть образована уплощенными головой и туловищем, а боковые части - чрезвычайно расширенными грудными плавниками, которые обычно сливаются с боковыми сторонами головы. Хвост тонкий, резко отделен от туловища, к которому он обычно прикрепляется как простой придаток. Спинные плавники, если они есть, на хвосте. Анальный плавник отсутствует. Жаберные щели расположены вентрально. Дыхальца крупные, обычно серповидной формы. Позвонки тектоспондильные.

По большей части батоидеи - вялые донные рыбы, медленно передвигающиеся по морскому дну благодаря легким волнообразным колебаниям краев своих огромных грудных плавников, при этом хвост мало используется для передвижения. Питаются они в основном ракообразными, моллюсками и более мелкими костистыми организмами. Как и у других рыб с подобными привычками, окраска спинной поверхности гармонирует с окраской морского дна, в то время как брюшная поверхность либо лишена пигмента, либо белая. Большинство из них - береговые рыбы, редко опускающиеся на глубину более 500 морских саженей, но некоторые относятся к пелагическим. Батоидеи - относительно современная раса, впервые появившаяся ближе к середине мезозойского периода и, очевидно, представляющая собой совокупность специализированных эласмобранчей, приспособленных к донному существованию. Как отметил Смит Вудворд, три семейства, Rhinobatidae, Raiidae и Trygonidae, не были так четко дифференцированы до окончания мелового периода, как они стали впоследствии.[541]

Первые два семейства, Pristidae и Rhinobatidae, являются интересными связующими звеньями между такими селахиями, как Rhinidae и Pristiophoridae, и более специализированными Batoidei, такими как коньки, скаты и тригоны. Хотя они сходятся с последними в вентральном положении жаберных щелей, отсутствии анального плавника и хвостовом расположении спинных плавников, тело все еще сохраняет удлиненную и несколько акулоподобную форму и незаметно переходит в мощный плавающий хвост, а у пристидей, во всяком случае, грудные плавники умеренного размера и не срастаются с боковыми сторонами головы. Следует признать, что институт двух подотрядов вводит несколько произвольное различие между определенными семействами плагиостомов, которое мало что может рекомендовать, кроме обычая и некоторой меры удобства. Две серии рыб почти незаметно переходят друг в друга, и важность брюшного положения жаберных щелей, вероятно, была переоценена. Примитивно жаберные щели расположены сбоку и полностью расположены перед грудными плавниками, положение, которое сохраняется у многих селахий. У других, однако, задние жаберные щели имеют тенденцию простираться назад над основанием грудных плавников, в то время как у некоторых щели принимают более брюшное положение и простираются под грудным плавником;

следовательно, даже в пределах селахии положение жаберных щелей варьируется до такой степени, что эти структуры могут быть боковыми или они могут иметь тенденцию становиться либо спинными, либо брюшными.[542] Из соображений удобства здесь принято обычное использование.

Семейство 1. Pristidae (Настоящие рыбы-пилы).—Хотя тело несколько вдавлено, оно все еще удлиненное и напоминает Акулье, с хорошо развитым хвостом, заканчивающимся гетероцеркальным хвостовым плавником. Спинные плавники большие, первые противоположны брюшным плавникам. Голова и череп переходят в длинную уплощенную трибуну, боковые края которой вооружены рядом крепких зубовидных зазубрин, прочно имплантированных в углубления в кальцифицированном ростральном хряще. Нет ростральных щупалец. Зубы в челюстях мелкие и тупые. Известен один род и около четырех или пяти видов, все обитатели тропических и субтропических морей.

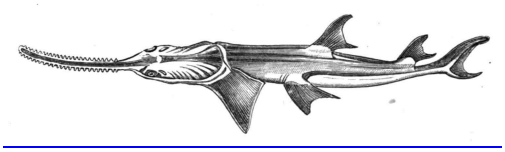


Рис. 262.—Рыба-пила (*Pristis antiquorum*). (Из Кювье.)

Некоторые из настоящих рыб-пил достигают значительных размеров, от 10 до 20 футов или даже больше, и "пилы" длиной 6 футов и шириной в фут у основания не являются редкостью. Мощными боковыми ударами своей пилы Рыба способна разрывать тела других животных и отрывать куски мяса, которые затем пожирает. Известно, что индийские виды поднимаются по рекам вне зоны влияния приливов, а американский вид, распространяющийся на север до Вест-Индии и Мексиканского залива, где он в изобилии встречается в низовьях Миссисипи. *P. antiquorum* встречается в Средиземном море и Атлантике, но не распространяется так далеко на север, как британские побережья.

Самым ранним известным представителем семейства является вымерший род *Sclerorhynchus* из Верхнего мела горы Ливан, у которого меньший размер и более поверхностное расположение ростральных "зубов", а также отсутствие углублений в ростральном хряще доказывают, что "зубы" больше напоминают обычные кожные шипы этого рода, чем у каких-либо более поздних рыб-пил. Также известны вымерший род *Propristis* из верхнего эоцена Египта, с зубами без носков, и виды существующего рода *Pristis* из английского среднего эоцена.

Семейство 2. Rhinobatidae.—Из-за увеличенного расширения грудных плавников и роста их передней кожной части по бокам головы, а также назад вдоль туловища, тело теперь принимает субромбическую форму и приближается к диску более типичных Batoidei, но хвост со спинным и хвостовым плавниками все еще сильно развит и незаметно сливается с туловищем спереди. Зубы очень тупые. Электрических органов нет. Известно около пяти родов и двадцати видов, распространенных в большинстве тропических и субтропических морей.

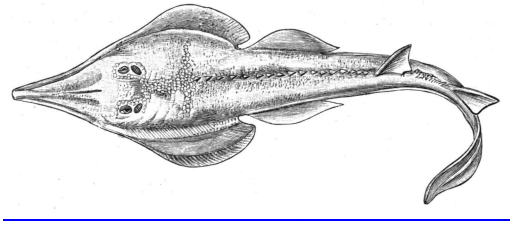


Рис. 263.—*Rhinobatus granulatus.* (From Müller and Henle.)

Космополитический *Rhinobatus* представлен видами из Средиземноморья, Красного моря, западного побережья Африки, Индийского океана, Австралии и Китая, а также с Атлантического и Тихоокеанского побережий Америки и Галапагосских островов. *Rhynchobatus* простирается от Красного моря через Индийский океан до Китая, *Zapteryx* встречается в Сан-Диего и Панаме, а *Platyrhinoidis* на побережье Калифорнии. *Trygonorhina* - австралийский род.

Семейство относится к верхнеюрскому периоду. *Rhinobatus* представлен полными скелетами в литографском камне Баварии, верхнего мела горы Ливан и верхнего эоцена Монте-Болька. *Trygonorhina* встречается в эоцене.

Семейство 3. Raiidae (Коньки или скаты).Поддерживаемые эндоскелетом части больших грудных плавников простираются вдоль боковых краев туловища и головы от брюшных плавников до морды и сливаются с ними, образуя боковые части большого ромбического диска. Хвост тонкий и резко отделен от туловища. Обычно на хвосте два маленьких спинных плавника. Хвостовой плавник маленький или отсутствует. На хвосте нет зазубренной ости. Часто присутствуют хвостовые электрические органы. На коже обычно присутствуют более крупные или более мелкие зубчики или шипы. Яйцекладущий. Яйцекладушки четырехрогие, без усиков. Четыре рода и от тридцати до сорока видов. Встречается во всех морях умеренного пояса, некоторые заходят в глубокие воды.

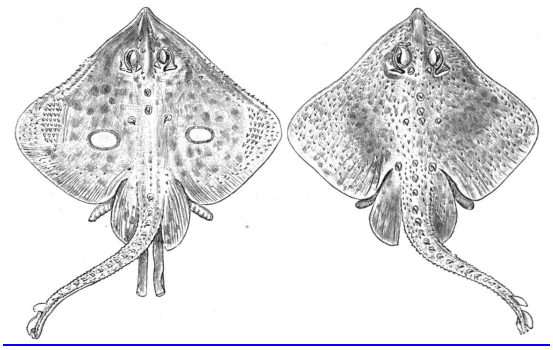


Рис. 264.—*Райя муррайи* с острова Кергелен. **A**, мужчина; **B**, женщина. (From Günther.)

Подавляющее большинство видов принадлежит к роду *Raia* (рис. 264), который в основном обитает в морях умеренного пояса, но более распространен в северном, чем в южном полушарии, и подходит ближе к арктическим и Антарктическим регионам, чем любой другой Batoidei. Цвет верхней поверхности тела близко подобран к цвету песчаного или каменистого дна, на котором они обитают, и, таким образом, скрытые мелкие рыбы,

ракообразные и другие организмы, ничего не подозревая, оказываются в пределах досягаемости сравнительно неактивного и медлительного Луча. Из брюшного положения рта скат не может сразу схватить свою добычу, но Рыба бросается на свою жертву и накрывает ее своим телом, а затем с готовностью пожирает. Полы обычно различаются по вторичным половым признакам, которые принимают форму различий в размере и окраске, в зубном ряду, а также в наличии и расположении пятен или рядов специально модифицированных кожных шипиков на дорсальной поверхности (рис. 264). Некоторые из более крупных видов достигают больших размеров, диск достигает 7-8 футов в ширину. Несколько видов обитают на большой глубине. *R. mamillidens*, однородно черный как смоль вид, был добыт с глубины 597 морских саженей в Бенгальском заливе,[543] и *R. abyssicola* с глубины 1588 морских саженей у островов Королевы Шарлотты, Британская Колумбия.[544] Ниже приведены британские виды: колючка (*R. clavata*); пятнистый скат (*R. maculata*); Расписной скат (*R. microcellata*); звездчатый скат (*R. radiata*); кукушкин, или песчаный скат (*R. circularis*); скат (*R. batis*); скат-хлопушка (*R. macrorhynchus*); белый скат (*R. alba*); Длиннохвостый носатый скат (*R. oxyrhynchus*); и шагреневый скат (*R. fullonica*).[545] Большинство видов представляют некоторую экономическую ценность в качестве пищевых рыб. *Псаммобатис* с круглым диском часто встречается у южных берегов Южной Америки, а *Платирина* - у берегов Индии, Китая и Японии.

Семейство начинается с верхнего мелового периода, в котором, а также в различных третичных отложениях, оно представлено видами *Raia*. Вымерший род, *Cyclobatis*, с круглым или овальным диском, встречается в верхнем меловом периоде горы Ливан.

Семейство 4. Tamiobatidae.Систематическое положение единственного представителя этого семейства, *Tamiobatis vetustus*,[546] из девона или нижнего карбона штата Кентукки, очень неопределенно, но в некоторых отношениях этот уникальный вид, по—видимому, занимает промежуточное положение между современными акулами и скатами.

Семья 5. Torpedinidae (Электрические скаты).—Диск сформирован так же, как у Raiidae, но он имеет полукруглую форму, а не ромбическую, и по характеру своих эндоскелетных опор он в некоторых отношениях уникален. Его полукруглый передний край поддерживается в центре разветвленным предглазничным выступом, а с боков - странно разветвленными предглазничными хрящами, каждый из которых расходится наружу и вперед от общего базального сочленения с латеральными решетчатыми областями черепа. Хвост относительно короткий и толстый, с двумя спинными плавниками, хвостовым плавником и двумя боковыми продольными складками. Кожа гладкая, без зубчиков. Рот поперечный и брюшной. Характерная четырехугольная носогубная доля со свободным задним краем, образующая переднюю губу, окружена двумя органами носа и ороно-носовыми бороздками, ведущими от них к соответствующим углам рта. Пара крупных электрических органов между грудными плавниками и головой. Семь родов и около пятнадцати видов. Обитатели большинства теплых морей.

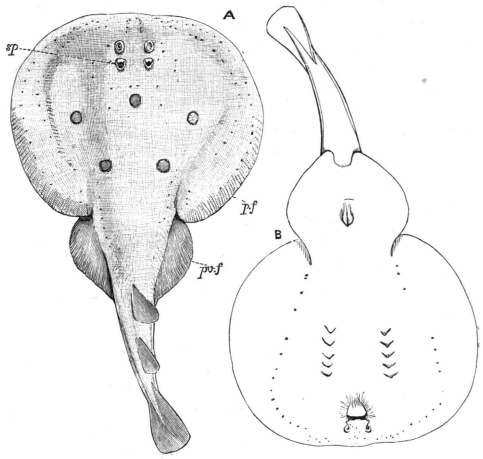


Рис. 265.— Электрический скат (*Torpedo ocellata*). Спинной (**A**) и брюшной (**B**) виды. *p.f*, грудной плавник; *pv.f*, брюшной плавник; *sp*, дыхало.

Хорошо известный род *Torpedo* (рис. 265) представлен видами Средиземноморья (*T. marmorata*, *T. narce*, *T. hebetans*), Красного моря, Атлантического и Тихого океанов. *T. hebetans* был пойман в нескольких местах в британских водах. Американская *торпеда* (*Tetronarce*) представлена видами на атлантическом и тихоокеанском побережьях. *Narcine* - очень широко распространенный род, виды которого были зарегистрированы в Ост-Индии, Тасмании, Китае, Японии, Южной Африке и на атлантическом побережье Северной и Южной Америки. *Discopyge* - род растений из восточной части Тихого океана (Перу и Панама). *Гипнос* часто посещает австралийские моря.

Семейство, по-видимому, относится исключительно к третичному периоду, и его самые ранние ископаемые представители относятся к верхнему эоцену Монте-Болька.

Семейство 6. Trygonidae (Жалящие или хлыстохвостые скаты).Диск субромбической формы, шире, чем длинный. Грудные плавники сливаются с боковыми сторонами головы, их преаксиальные эндоскелетные радиалии сходятся перед черепом вдоль боковых краев тонкого преназального рострального хряща. Хвост обычно хлыстообразный, оканчивающийся небольшим хвостовым плавником, и обычно вооружен острой зазубренной спинкой, которая заменяет спинной плавник. Кожа гладкая или шиповатая. Прямоугольный нософронтальный клапан перед ртом. Около десяти родов и пятидесяти видов. Встречается почти во всех тропических и субтропических морях.

Из наиболее важных родов, *триг* (*Dasyatis*) представлен многочисленными видами в тропических частях Атлантического и Тихого океанов, включая тихоокеанские побережья Северной и Южной Америки. Два вида встречаются в Средиземноморье, и один из них (*T. pastinaca*) обитает от берегов Норвегии и Британских островов через Атлантический и Индийский океаны до Японии. *Урогимнус* часто встречается в Красном море и Индийском океане. *Уролофус* включает в себя несколько видов небольшого размера, распространенных вдоль атлантического и тихоокеанского побережий Центральной и Северной Америки, а также в австралийских морях. *Pteroplatea* включает довольно крупные виды и почти космополитична по своему распространению, будучи представленной видами на Атлантическом и Тихоокеанском побережьях Северной и Южной Америки, в Средиземном и

Красном морях, Индийском океане, Малайском архипелаге, а также на побережьях Китая и Японии. Хвостовые шипы, которые у некоторых более крупных видов могут достигать 8-9 дюймов в длину, способны наносить очень серьезные раны, опасность которых значительно возрастает из-за явно ядовитой кожной слизи, попадающей в рану. Когда шипы теряются, их заменяют другие, развивающиеся сзади. Некоторые тригониды обитают в пресных водах. *Триг* (*Dasyatis*) *сабина* часто обитает в ручьях и устьях рек Флориды , а также на прилегающих побережьях, и образцы были получены из озера Манро на некотором расстоянии от соленой воды.[547] *Ellipesurus* и *Paratrygon* - пресноводные роды, обитающие в Колумбии, Венесуэле и Гвиане.

Ископаемые останки несомненных Trygonidae, по-видимому, относятся к третичному периоду.

Семейство 7. Myliobatidae (орлиные скаты).—Диск гораздо шире, чем длинный, и имеет ромбическую форму. Огромные грудные плавники не продолжаются до кончика морды, а заканчиваются по бокам головы и вновь появляются перед мордой в виде пары отчетливых складок, так называемых головных плавников. Голова выступает выше уровня диска, и, следовательно, глаза и дыхальца расположены сбоку. Хвост длинный, тонкий, хлыстообразный, с единственным спинным плавником у основания и обычно одним или двумя зазубренными шипами позади плавника. Присутствует прямоугольная носогубная складка. Зубной ряд состоит из плоских, шестиугольных, похожих на мостовую дробящих зубов, расположенных спереди назад дугообразными рядами на обеих челюстях, и имеется либо один средний ряд крупных зубов, с (например, *Myliobatis*) или без (например, *Aëtobatis*) добавлением нескольких рядов гораздо меньших зубов с каждой стороны, либо имеется множество рядов, при этом зубы уменьшаются в размере от средней линии с боков (например, *Rhinoptera*). Кожа гладкая. Полы похожи. Известно пять родов и около двадцати семи видов; все обитатели тропических и субтропических морей.

myliobatis представлен в Средиземноморье двумя видами, и один из них, почти космополитичный *M. aquila* (рис. 266), был обнаружен в различных точках восточного и южного побережий Англии. *Аэтобатис* также широко распространен в тропических морях, но неизвестен в европейских водах. *Rhinoptera* имеет один вид в Средиземноморье, в то время как другие были зарегистрированы в Бразилии, на Атлантическом и тихоокеанском побережьях Северной Америки и в Ост-Индии. Два тропических рода *Dicerobatis* и *Ceratoptera* имеют головные плавники, удлиненные спереди в пару роговидных отростков, которые, как говорят, используются для доставки пищи в рот. Зубы мелкие, плоские или бугорчатые, расположены многочисленными рядами. У *Ceratoptera* их нет на верхней челюсти. Орлиные скаты питаются в основном моллюсками, раковины которых они раздавливают своими большими точильными зубами. Некоторые из них достигают огромных размеров и являются одними из самых крупных рыб. *Ceratoptera vampyrus* из Вест-Индии, например, вырастает до 20 футов в ширину, а эмбрион, извлеченный из яйцевода самки крупного рогатого скота шириной 15 футов и толщиной от 3 до 4 футов, имел 5 футов в поперечнике диска и весил двадцать фунтов.[548] Этой рыбы очень боятся ныряльщики, занимающиеся ловлей жемчуга близ Панамы, которых, как говорят, она пожирает после того, как окутывает их своими огромными крыльями.[549]

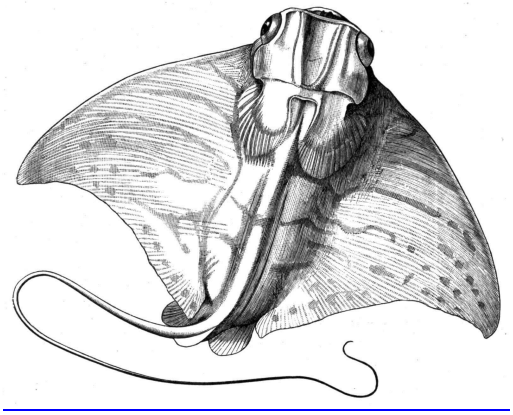


Рис. 266.— Орлиный скат, *Myliobatis aquila*.

Семейство относится исключительно к третичному периоду, и, за исключением вымершего рода *Promyliobatis* из эоцена Монте-Болька, все ископаемые виды принадлежат к существующим родам *Myliobatis*, *Rhinoptera* и *Aëtobatis*.

Отряд V. Голоцефалы

Уместность включения голоцефалов в подкласс Elasmobranchii вряд ли подлежит сомнению. Подобно акантодеям они, по-видимому, представляют собой дивергентное и специализированное ответвление от какого-то примитивного типа эласмобранковых, и, сохраняя большинство существенно отличительных черт своих предков, они приобрели, возможно, независимо, определенные признаки, отличительные от телеостоми, в сочетании с другими, присущими им самим. У немногих сохранившихся родов сходство с эласмобранхами проявляется в полностью хрящевом состоянии эндоскелета и полном отсутствии хрящевых и мембранных костей. Позвоночный столб заостренный, без ребер, хорда стойкая; дорсальные дуги включают наддорсальные и регулярно чередующиеся бази- и междорсальные. Конечности и пояса конечностей, по существу, эластично-жаберные. Кожные зубчики присутствуют либо локально, либо, как у некоторых ископаемых типов, в виде общего налета. Мозг и репродуктивные органы более близки к соответствующим структурам эласмобранксов, чем у любых других рыб, и это согласие распространяется на большой размер икринок и их заключение в роговые яйцекладушки. У обеих групп ноздри соединены со ртом ороно-носовыми бороздками; подъязычная полужаберная щель является настоящей жаброй, и воздушного пузыря в ней нет. Голоцефалы также согласны с эласмобранхами в сохранении таких примитивных черт, как спиральный клапан кишечника и артериальный конус. С другой стороны, признаки специализации в направлении костистости следует отметить в тенденции к сосредоточению жаберных дуг по направлению к черепу и под ним; уменьшение межбрюшных перегородок до такой степени, что они больше не являются непрерывными с кожей, а жаберные нити выступают за их внешние края; наличие крышечки; подавление дыхалец; и отсутствие клоаки - прямой кишки, открывающейся наружу анусом перед мочеполовыми отверстиями. Среди наиболее примечательных особенностей, развившихся в пределах группы, можно упомянуть аутостильное состояние черепа, вероятно, адаптивную модификацию, вызванную большим размером дробящихся зубных пластинок, которые заменили обычные зубы; и необычное развитие передних и фронтальных "кламмеров".

Эта группа относится к глубокой древности. Помимо отдельных шипов или "ихтиодорулитов", распространенных в девонских и каменноугольных слоях, некоторые из которых, вероятно, являются лобными или плавниковыми шипами древних голоцефалов, зубные пластинки, очень похожие на таковые у современных химероидов и относящиеся к Ptychodontidae, вероятно, являются самыми ранними признаками существования группы. Голоцефалы стали более распространенными в мезозойский период, но из четырех обычно признаваемых семейств сохранилось только одно, Chimaeridae.

Семейство 1. Ptyctodontidae.—Это палеозойское семейство известно только по зубным пластинкам, которых на каждой челюсти по одной паре, сходящихся в симфизе. *Ptyctodus*[550] и *Rhynchodus* встречаются в девоне России или Германии и в Северной Америке, а *Palaeomylus* - только в девоне Северной Америки.

Семейство. 2. Squaloraiidae.—Общая форма тела аналогична существующей *xappuomme*. Имеется длинная, вдавленная преоральная трибуна, а у самцов голова имеет длинный тонкий передний отросток. Конические зубчики редко присутствуют на голове и теле. Спинного плавника-позвоночника нет. Зубные пластинки похожи на таковые у ныне живущих химероидов, но тоньше, а триторальные области менее четко очерчены. Единственный род - *Squaloraia* из английских лиан, о которых известны почти полные скелеты.[551]

Семейство 3. Myriacanthidae.[552]—Тело удлиненное, но менее вдавленное. Присутствует спинной плавник-ость, а у самцов - лобная ость. Зубной ряд состоит из среднего резцеобразного зуба в симфизе нижней челюсти, в дополнение к зубным пластинкам, подобным таковым у *Squaloraia*. На боковых поверхностях головы имеется симметричный ряд бугорчатых кожных пластинок, которые, вероятно, представляют собой группы сросшихся зубчиков. У одного вида (*Myriacanthus granulatus*) рострум заканчивается кожным лоскутом, как у *Callorhynchus*. *Myriacanthus* из Нижних слоев Лайм-Реджиса и *Chimaeropsis*из литографского камня Баварии - единственные два рода.

Семейство. 4. Химеры.—Тело удлиненное и по форме напоминает акулу, но голова сжата, а рот маленький. Грудной и брюшной плавники большие, особенно первый, который расположен несколько брюшно. Два спинных плавника, передний над грудными мышцами, с толстым хребтом спереди; и маленький анальный плавник. Кожные зубчики ограничены застежками и локализованными участками на спинной поверхности у молодых форм. Зубные пластины большие и толстые, включая единственную пару на нижней челюсти и две пары, вомериновые и небные зубы, выше, которые сочетают заостренные края с хорошо выраженными участками шлифования. Известны три рода.

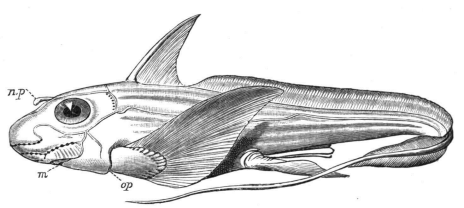


Рис. 267.—*Химера чудовищная* (самец). *m*, рот; *n.p*, лобная застежка; *op*, крышечная крышка.

У *химеры* (рис. 267) рот и ноздри расположены вентрально, кзади от тупо конического рыла. Голова у самцов увенчана булавовидным придатком, вооруженным подушечкой загнутых зубчиков, лобной застежкой; имеется также передняя застежка, вооруженная аналогичными зубчиками и втягивающаяся в неглубокий железистый мешочек перед каждым брюшным плавником, в дополнение к обычной застежке за плавником. Хвостовой плавник состоит из спинной и брюшной долей почти одинакового размера, между которыми проходит слегка наклоненная вверх хвостовая ось в виде длинной сужающейся нити: отсюда хвост кажется почти двухгранным. *C. monstrosa* встречается у берегов Европы от Норвегии до Португалии, включая Средиземноморье, а также в окрестностях Азорских островов, на юге до мыса Доброй Надежды и на востоке у побережья Японии. Это самый крупный из ныне живущих видов, достигающий в длину 3 футов. *C. affinis* впервые был пойман у берегов Португалии, а затем на североамериканской стороне Атлантики, на глубинах от 200 до 1200 морских саженей. *C.* (*Hydrolagus*) *colliei* ограничен Северной частью Тихого океана и особенно многочислен у юго-восточной Аляски и около причалов Эскимальта. В отличие от большинства других химероидов, этот вид плавает у поверхности, и нет никаких свидетельств того, что это глубоководная форма. По своим привычкам размножения и способу оплодотворения яиц, *химера*, вероятно, напоминает яйцекладущих акул и рыб-собак.

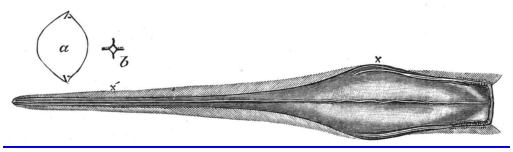


Рис. 268.—Яйцеклетка вида *химер*. *a*, Поперечный разрез футляра в точке *x*, показаны боковые щели клапанов; *б*, аналогичный разрез поперек *x'*, показаны вертикальные выступы. (From Günther.)

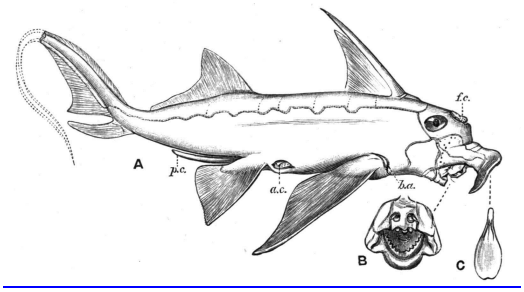


Рис. 269.—*Callorhynchus antarcticus*. Самец. **A**, вид сбоку; **B**, вид рта спереди; **C**, вид носового отростка спереди. *a.c*, передняя защелка; *b.a*, наружное жаберное отверстие; *f.c.*, передняя защелка; *p.c.*, задняя защелка. (Из образца, хранящегося в Кембриджском музее.)

Яйца, по-видимому, откладываются на морском дне в глубокой воде, но добываются они очень редко. Ящик для яиц, извлеченный на поверхность у юго-западного побережья Ирландии на глубине 315 морских саженей и около 6½ дюймов в длину, показан на рис. 268.[553] Он состоял из широкой, несколько овальной, уплощенной части, в которой находилось яйцо, и заканчивался на одном конце усеченным краем, в то время как на другом переходил в длинный заостренный шиловидный отросток, пересеченный

спинными, брюшными и боковыми гребнями. Полость яйцеклетки была открыта спереди, а также по бокам, где линейные щелевидные клапанные отверстия свободно пропускали морскую воду в центральную полость. Похожая яйцеклетка из Японии, длиной 9 дюймов, была покрыта продольными и поперечными гребнями и, без сомнения, принадлежала японской *химере*.[554] Ни в одном футляре для яиц не было никаких следов усиков. Яйца, вероятно, лежат на морском дне или, если у коробочек есть шиловидные продолжения, возможно, что они имплантированы в ил.

Callorhynchus (рис. 269) отличается необычным удлинением рострума, который заканчивается направленным вниз кожным лоскутом, очевидно, из-за обильного снабжения нервами важного органа осязания. У самца присутствует лобная застежка. Удлиненная хвостовая ось наклонена вверх, а хвост более отчетливо гетероцеркальный, чем у *химер*. Единственный вид, *C. antarcticus*, обитает в Антарктическом бассейне и Южной части Тихого океана. Яйценоски *Callorhynchus* значительно отличаются от яйценоскостей *химеры*, и они настолько велики, что могут достигать 25 см в длину, или почти такой же длины, как брюшная полость Рыбы. Каждый футляр имеет яйцевидную форму, окружен широким плоским краем, который с одной стороны покрыт желтыми волокнами, похожими на волосы, что придает футляру защитное сходство с массой морских водорослей (рис. 270). В центральной части футляра имеется грушевидная полость, в которой содержится яйцеклетка или эмбрион. С одного конца этой полости наружу ведет проход, защищенный клапаном, который обеспечивает побег молодняка. Находясь в яйцеклетке, почти созревший эмбрион имеет длинные наружные жабры, а его тело почти сидячее на большом желточном мешке с особыми лопастями.

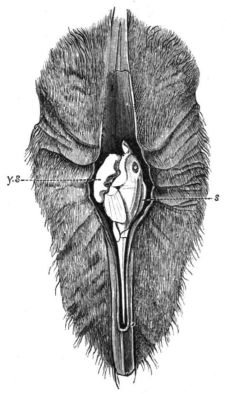


Рис. 270.—Яйцеклетка *Callorhynchus antarcticus*, вскрытая, чтобы показать эмбрион и его дольчатый желточный мешок (*y.s.*); *s*, спинной отдел позвоночника. (Кембриджский музей.)

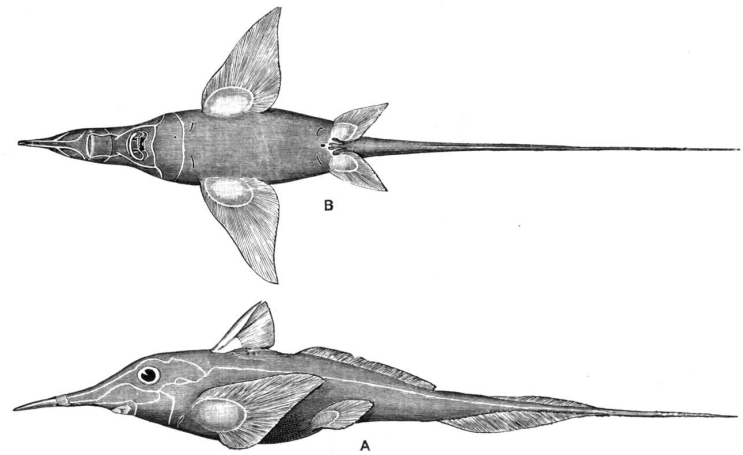


Рис. 271.—*Харриотта рэлейгана*. **A**, вид сбоку; **B**, вид самца с брюшка. (От Гуда и Бина.)

Третий род, *Harriotta* (рис. 271),[555] примечателен своим удлиненным, сужающимся и вдавленным рострумом, а также большим размером и похожими на крылья грудными плавниками. Лобной застежки нет, а обычные застежки у обследованного молодого самца были очень маленькими и простыми. Хвостовая нить, которая у старых особей длиннее, чем у молодых, и вообще не развита у самых молодых известных в настоящее время экземпляров (рис. 272, A), не загнута вверх, хотя нижняя лопасть хвостового плавника намного больше верхней. Молодые формы имеют двойной ряд крепких шиповидных зубчиков перед вторым спинным плавником, а также в промежутке между последним и верхней хвостовой долей. Похожие зубчики также присутствуют на верхней поверхности головы между глазницами (рис. 272). *H. raleighana* встречается в Северной Атлантике. Особи длиной от 4 до 25 дюймов были добыты на глубине от 707 до 1081 морской сажени. Также был зарегистрирован вид *харриотты*, встречающийся в японских водах.[556]

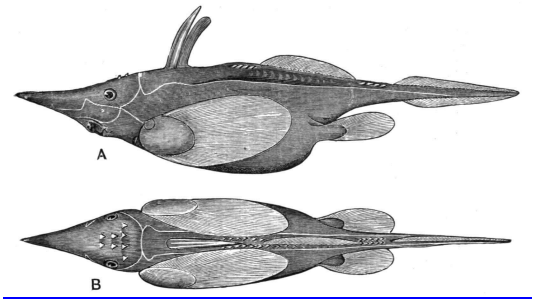


Рис. 272.— Молодой образец *Харриотты ролиганы*, 4 дюйма в длину. **A**, вид сбоку; **B**, вид сзади. (От Гуда и Бина.)

За вероятным исключением *Chimaera colliei*, выжившие голоцефалы являются обитателями глубоководья; отсюда их сравнительная редкость и наше почти полное незнание их привычек. Молодые формы *C. monstrosa*, длиной от 1½ до 5 дюймов, были выловлены в канале Феро на глубине от 505 до 555 морских саженей;[557] а самый молодой экземпляр *Харриотты* был извлечен с глубины 991 морская сажень. Икринки добываются редко, и то только со значительных глубин. Поэтому разумно предположить, что эти рыбы размножаются на большой глубине. Как и следовало ожидать, мало что известно об эмбриологии любого из голоцефалов, но это немногое добавляет дополнительных

доказательств эласмобранчевого родства этой группы. Сегментация яйца *химеры* и разрастание желтка круглой бластодермой в основном такие же, как у эласмобранксов. Говорят, что ранние эмбрионы похожи на акул и обладают как дыхальцами, так и "внешними жабрами", а первичная верхняя челюсть не так полностью сливается с черепом, как у взрослой особи. Также говорится, что небные зубные пластинки на ранней стадии представлены серией мелких, более или менее конических элементов, которые, по крайней мере внешне, напоминают зачатки скрежещущих зубов кестракионтовых акул.[558]

Химериды впервые появляются в нижних слоях оолитов и достигают максимального развития в меловом периоде и эоцене.[559] *Ganodus* - род оолитов. *Ischyodus* простирается от нижних оолитов до нижнего мела. *Эдафодон* относится к меловому и эоценовому периоду, простираясь, однако, до миоцена, а *эласмодус* простирается от верхнего мела до эоцена. Зубы существующего рода *Callorhynchus* встречаются в меловом периоде Новой Зеландии, а у *химер* - в верхнем третичном периоде Европы и Явы. Ископаемые голоцефалы дают мало свидетельств происхождения этой группы от более типичных или более примитивных эласмобранксов. Насколько известно их строение, все они обладают существенно отличительными чертами своих современных представителей и практически не свидетельствуют о переходных формах. Выжившие химероиды, по-видимому, приобрели более специализированный зубной ряд, но в других отношениях они либо более примитивны, либо, возможно, несколько дегенерировали.

ГЛАВА XVIII

ТЕЛЕОСТОМИ: ОБЩИЕ ПРИЗНАКИ—CROSSOPTERYGII—ХОНДРОСТЕИ—HOLOSTEI

Подкласс II. Телеостоми.

У этой группы рыб первичные верхняя и нижняя челюсти (небно-квадратный и мекелиев хрящ) дополнены некоторыми несущими зубы перепончатыми костями, которые образуют вторичные челюсти, соответствующие функциональным челюстям высших черепных костей.[560] Хондрокраниум и первичные челюсти обычно более или менее полностью окостеневают хрящевыми костями, и всегда имеется вторичный череп из кожных костей, из которых парные теменные и лобные кости вверху, а также срединный сошник и парасфеноид внизу являются одними из наиболее постоянных. Череп гиостильный. Постоянной чертой является крышечка, покрывающая жаберные щели и поддерживаемая специальным крышечным скелетом. Позвоночный столб часто является одноцентровым, а когда присутствуют центральные позвонки, они неизменно являются дугоцентрическими. Имеется хорошо развитый вторичный грудной пояс, соединяющийся дорсально с задней частью черепа. Как правило, тазовый пояс полностью отсутствует, а если и присутствует, то редко представляет собой нечто большее, чем рудимент. Эндоскелетные опоры парных плавников односерийные. Кожные лучи парного и срединного плавников, вероятно, представляют собой видоизмененные чешуйки или лепидотрихии. В срединных плавниках плавниковых лучей поначалу больше, чем опорных радиальных, но у более

специализированных костистых они в конечном счете равняются им по количеству. Тело обычно защищено экзоскелетом из сочлененных ромбических или усеченных циклоидных чешуек. Застежки неизвестны. У выживших представителей группы обычно имеется воздушный пузырь. Жаберные нити свободно выступают за внешние края сильно редуцированных межреберных перегородок. Наружное отверстие каждого носового мешка обычно разделено на два отдельных отверстия, и нет ороно-носовой канавки, ведущей от мешка ко рту. Мозг не имеет собственно полушарий головного мозга, но сохраняет неразделенный промежуточный мозг с нерв-ной крышей. Клоака не развита, прямая кишка открывается наружу анусом перед отдельными или объединенными мочеполовыми отверстиями и отличается от них. Яйцеклетки маленькие и многочисленные, а сегментация либо голобластная и неравная, либо мероблastическая. Помимо большого количества ископаемых форм, в группу входит подавляющее большинство ныне живущих рыб.

Телеостомы включают четыре "Отряда": КРОССОПТЕРИГИИ, ХОНДРОСТЕИ, ГОЛОСТЕИ и КОСТИСТЫЕ. Среди них кроссоптеригии занимают примечательно центральное положение. Отдаленно связанные с эласмобранхами, с одной стороны, и более тесно связанные с голостями и костистыми, с другой, они также, вероятно, представляют собой прародительский запас, от которого произошли стегоцефаловые амфибии и дипневмоиды. Из трех оставшихся групп, часто собирательно называемых "актиноптеригиями", хондростеи являются самыми древними и примитивными. Подобно кроссоптеригиям, они не лишены свидетельств отдаленного родства с эласмобранхами, но в широком смысле они также представляют начальные стадии в последовательности структурных модификаций, конечным результатом которых являются костистые, доминирующие рыбы современности.

Отряд I. Crossopterygii.

Грудные плавники туполобые и, вероятно, односерийные, или остро-лопастные и, вероятно, обоеполые. Брюшные плавники расположены брюшно, однорядные, недольчатые или туполопастные. Чешуйки ромбические или циклоидные, и, подобно кожным покровам костей черепа, они обычно покрыты слоем ганоина, похожего на эмаль. Хвост гетероцерковый, или, по-видимому, дифицерковый, или гефироцерковый. Позвоночный столб заостренный, или с кольцеобразной центральной частью, или даже с полной костной амфикоэзофагеальной центральной частью. Нижняя челюсть с зубочелюстными соединениями. Как правило, оперкулярный ряд включает в себя оперкулу и подперкулу. Жаберно-ножные лучи отсутствуют, их место занимает примечательная система яремных пластинок (рис. 274). Средний грудной пояс полный, включая пару инфраключиц. За редкими исключениями плавниковые лучи срединных плавников сохраняют свое численное преобладание над опорными радиалами. Группа делится на два "подотряда": ОСТЕОЛЕПИДЫ и КЛАДИСТИИ.[561]

Подотряд 1. Остеолепиды.

Тупые или остролопастные грудные плавники соединяются с грудным поясом единственным базальным эндоскелетным элементом. Ноздри на брюшной поверхности морды. Два спинных плавника и анальный плавник. Кожные косточки решетчатой области часто срастаются друг с другом и с предчелюстными костями спереди и с передними

костями сзади, образуя непрерывный ростральный щит. Могут присутствовать нижнечелюстные кости. Ряд боковых яремных пластинок часто присутствует в дополнение к паре основных пластинок. Остеолепиды впервые появляются в старых красных песчаниках и девонских формациях, где они становятся обильными. Они также хорошо представлены в каменноугольном периоде, но только одно семейство дожило до мезозойского периода, окончательно вымершее в верхнем мелу. Ниже приведены наиболее важные семейства:—

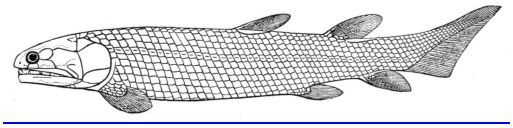


Рис. 273.—Восстановление *макролепидной остеолепиды*. Старый красный песчаник. (Из Тракера.)

Семейство 1. Osteolepidae.—Чешуя ромбической формы, покрытая густой эмалью. Грудной и брюшной плавники туполобые. Хвост гетероцеркальный. Зубы простые, не осложнены поверхностными складками, за исключением совсем у основания. Роды:—*Osteolepis* (рис. 273), *Thursius*, *Diplopterus* (Средний Старый красный песчаник, Шотландия), *Glyptopomus* (Верхний Старый красный песчаник, Шотландия), *Megalichthys* (каменноугольный период и Нижняя пермь Европы и Северной Америки).

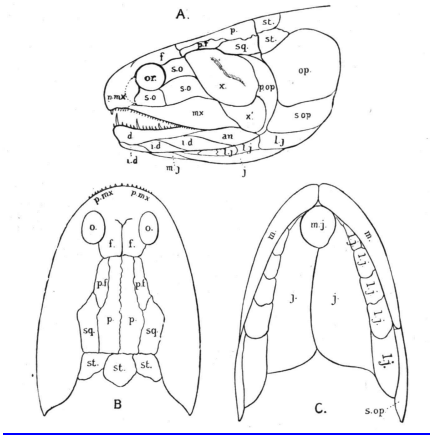


Рис. 274.—Череп ризодонта (*Rhizodopsis sauroides*), Нижний карбон. **A** - вид сбоку; **B** - дорсальная поверхность; и **C** - вид с брюшка. *an*- угловой; *d*- зубной; *f*- лобный; *i.d* - инфрадетальный; *j* - основные яремные пластинки; *l.j* - боковые яремные вены; *m* - нижняя челюсть; *m.j* - срединная яремная вена; *mx*- верхняя челюсть; *o* - глазница; *op* - крышечная кость; *p* - теменная; *p.f* - заднелатеральная; *p.mx*- премаксилла; *p.op* - предплечье; *so* - суборбитальная область; *s.op* - субоперцовая область; *sq* - плоскоклеточная область; *st* - надвисочная область; *x, x'*- щечные пластины. (Вслед за Тракуэром.)

Семейство 2. Rhizodontidae.Чешуя циклоидальная и перекрывающаяся. Парные плавники туполобые. Хвост гетероцеркальный, иногда, по-видимому, гефироцеркальный. Зубы с наружным эмалированным слоем дентина, свернутые по направлению к оси в виде радиально расположенных складок. У некоторых родов были обнаружены кольцевидные центральные позвонки, а также предплечье. Роды:—*Rhizodus*, нижний карбон Шотландии и Нортумберленда; *Tristichopterus*[562] (рис. 275), Старый красный песчаник Шотландии; *Eusthenopteron*[563] (рис. 276), Верхний девон залива Скауменак , Канада; *Gyroptychius*, Старый красный песчаник, Шотландия; *Rhizodopsis*[564] (рис. 274), каменноугольный период Англии, Шотландия, Силезия и Северная Америка; *Strepsodus*, каменноугольный период Великобритании, Ирландии и Северной Америки.

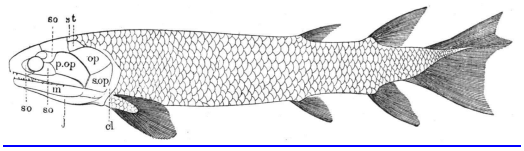


Рис. 275.—Реставрация *Tristichopterus alatus*. Старый красный песчаник. *cl*, Ключица. Остальные контрольные буквы, как на рис. 274. (После Traquair.)

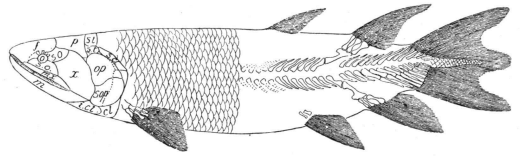


Рис. 276.—Восстановление *Eusthenopteron foordi*. Верхний девон залива Скауменак, Канада. Чешуя в задней части тела опущена, чтобы показать позвоночный столб и радиалы срединных плавников. *cl*, ключица; *i.cl*, подключица; *s.cl*, надключица; другие буквенные обозначения см. на рис. 274. × примерно ¼. (После Уайтливости.)

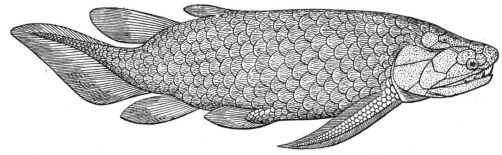


Рис. 277.—Реставрация *Holoptychius flemingi*. × ⅛. (Из Тракера.)

Семья 3. Голоптихидные (Dendrodontidae).—Чешуя циклоидная. Грудные плавники остролопастные; брюшные плавники короткие и несколько тупо-лопастные. Хвост гетероцеркальный. Зубы похожи на зубы Rhizodontidae, но более специализированные, эмалированные складки дентина намного сложнее, они имеют лучистый древовидный вид в поперечных срезах. Позвоночный столб конический. Роды:—*Holoptychius*[565] (рис. 277), Старый красный песчаник Шотландии; девонский период Бельгии, России, Северной Америки и Восточной Гренландии. *Глиптолэпис* имеет аналогичный ареал.

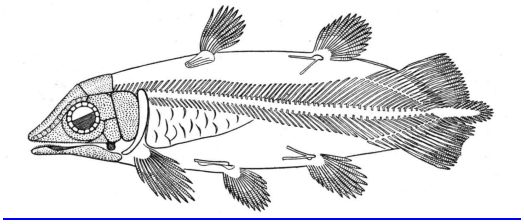


Рис. 278.—Реставрация *Ундины Гуло*. Нижние Лии Дорсета. Чешуя и надключица опущены. Окостеневший воздушный пузырь показан под передней частью позвоночного столба. Лицевые кости перед глазницей неизвестны, и предполагается, что щечные пластины расположены так же, как у других латакантов. × примерно ⅛. (От Смита Вудворда.)

Семейство 4. Coelacanthidae.[566]—Чешуя циклоидная. Парные плавники туполопастные. Хвост симметричный, но, по-видимому, гефироцеркальный, обычно с выступающим осевым

остатком исчезающей концевой части хвоста и собственно хвостового плавника. Радиалии функциональных хвостовых долей совпадают по количеству с прилегающими нервными и кроветворными дугами и кожными ребристыми лучами, диагностическим признаком актинистии Смита Вудворда. Проксимальные радиалы спинного и анального плавников сливаются в единый, раздвоенный изнутри базиптеригиум в каждом плавнике. Зубы простые. Позвоночный столб заостренный. Череп обладает несколькими интересными особенностями. Подъязычная кость и небно-четырехгранная перекладина, например, срастаются с каждой стороны в непрерывную треугольную кость, соединяясь с черепом вверху и с нижней челюстью внизу. Верхнечелюстной скелет сводится к крышечке и двум яремным пластинкам. Очень необычной особенностью этих рыб является окостенение стенок воздушного пузыря (рис. 278), структурная модификация, не имеющая аналогов у рыб, за исключением некоторых костистых (Siluridae и Cyprinidae)[567] , у которых орган покрывается костью из-за частичного окостенения его стенок.

С момента их первого появления в нижнем каменноугольном периоде ареал Coelacanthidae практически не изменился, пройдя через промежуточные формации до верхнего мела. *Целакантус* сам по себе встречается в каменноугольном периоде и перми Англии, Шотландии и Германии, а также в каменноугольном периоде Северной Америки. *Ундина*[568] (рис. 278) - юрский род. *Диплурус* встречается в Триасе Северной Америки, а *макропома* - хорошо известная форма из средне- и верхнемеловых отложений Англии и других частей Европы.

Подотряд 2. Кладистии.

Грудные плавники однорядные и сокращенные, с тремя элементами базального эндоскелета. Ноздри на верхней поверхности морды. Весь скелет хорошо окостенел. Хорда заменена костистой амфикоэзной центральной частью позвонка. Кости решетчатой области не срослись, образуя ростральный щит. Нижние кости отсутствуют. Яремные пластинки сведены к одной паре больших пластинок. Поскольку в эту группу входят единственные кроссоптеригии, сохранившиеся до наших дней, примечательно, что они сохраняют некоторые примитивные черты, указывающие на их отдаленное происхождение. Дыхальца устойчивы; кишечник имеет спиральный клапан; а артериальный конус снабжен несколькими рядами клапанов. Среди других признаков, имеющих противоположное значение, воздушный пузырь двойной; его пищеводное отверстие вентральное; а его афферентными артериями являются легочные артерии, отходящие от задней дуги аорты.

Семейство 5. Polypteridae.[569]-Грудные плавники туполобые. Брюшные плавники не лопастные. Чешуя ромбическая, покрыта густой эмалью. Спинной плавник в виде ряда изолированных плавничков, каждый из которых состоит из прочной, похожей на позвоночник[570] опорной чешуи, поддерживающей единственный мягкий луч или бахрому из нескольких лучей вдоль заднего края. Хвост симметричный, по-видимому, гефироцерковый. Зубы простые. Ноздри трубчатые.

Единственные представители подотряда и единственное сохранившееся семейство Crossopterygii, Polypteridae, ограничены Нилом и бассейнами рек тропической Африки, впадающих в Атлантику (рис. 280). Известны только два рода, *Polypterus* и *Calamichthys*, ни

один из которых еще не был обнаружен ни в каких геологических отложениях, древних или недавних.

У *полиптеруса* каждый из шипов спинного плавника поддерживает несколько мягких лучей. Присутствуют брюшные плавники и подгрудок. Известно десять видов, из которых шесть относятся к Конго и его притокам.[571] *Говорят, что P. bichir* достигает длины четырех футов.

До недавнего времени мало что было известно о повадках *полиптеруса*, но наблюдения Баджетта[572] за широко распространенным *P. senegalus* и Харрингтона[573] за *P. bichir*выявили много интересных фактов об этих интереснейших рыбах.

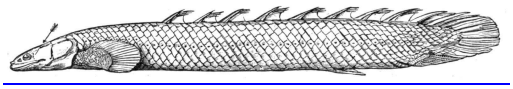


Рис. 279.—*Полиптерус сенегальский*. Из образца, хранящегося в музее Кембриджского университета. Стрелка указывает на положение левого дыхальца. × ⅓.

П. бишир обитает в более глубоких ямах и впадинах илистого русла Нила, хотя "по сути своей это не донная печень или илистая рыба". Наиболее активен он ночью, когда находится в поисках пищи, и тогда его можно легко поймать тралом. Лопастные грудные плавники используются для продвижения вперед, но их основная функция - выполнять роль балансиров, и они демонстрируют характерные дрожащие движения, которые так часто наблюдаются в балансирующих плавниках костистых костей. *Полиптерус* с трудом живет вне воды, редко дольше трех-четырех часов, и то только тогда, когда покрыт влажной травой или сорняками. *Говорят, что P. bichir* питается мелкими костяными костями, которые он заглатывает целиком, и к ним могут добавляться другие виды, батрахии и ракообразные. Наблюдения Баджетта показывают, что в неволе *полиптерус* часто долгое время остается неподвижным на дне воды, при этом передняя часть тела опирается на кончики грудных плавников. Согласно тому же наблюдателю, воздушный пузырь является вспомогательным органом дыхания, дополняющим жабры, а не гидростатическим органом.

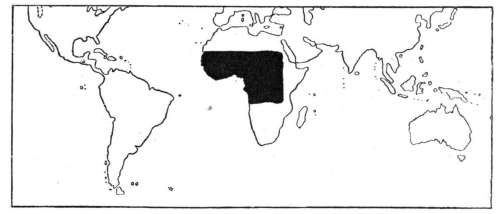


Рис. 280.— Карта, показывающая распределение полиптерид.

У *P. bichir* икринки созревают с июня по сентябрь включительно, и, как у большинства других нильских рыб, сезон размножения приходится на период затопления или сразу после него. *P. senegalus* и *P. lapradei* нерестятся в сезон дождей в июле, августе и сентябре, но ничего определенно не известно о месте или способе откладывания икры. В период размножения *Полиптерус* необычайно активен и возбудим, и в этот период анальный плавник самца становится значительно утолщенным и увеличенным, а его поверхность

превращается в глубокие складки между последовательными лучами плавника.[574] Использование модифицированного плавника неизвестно. Во время своего пребывания на острове Маккарти, примерно в 160 милях вверх по реке Гамбия, Баджетту[575] посчастливилось добыть личинку *P. senegalus*, от 1 до 1/4 дюйма в длину, или всего лишь около трети длины любой личинки *Polypterus*, известной ранее (рис. 281). Личинка описывается как красивейший объект, "отмеченный черными полосами на золотистом фоне, с заметной золотой полосой с каждой стороны над глазом, поперек дыхальца и вдоль спинной поверхности внешних жабр". Перистые наружные или кожные жабры были относительно гораздо большего размера, чем у значительно более продвинутой стадии, изображенной в других местах,[576] и достигали половины хвоста. Спинной плавник не разделен на плавнички, и сзади он продолжается хвостовым, в то время как анальный плавник едва отличается от нижней доли хвостового. Плавниковые лучи, которые поддерживают брюшную часть хвостового плавника, более многочисленны и длиннее, чем те, которые связаны со спинной долей, и, следовательно, на этой стадии хвост действительно гетероцеркальный.

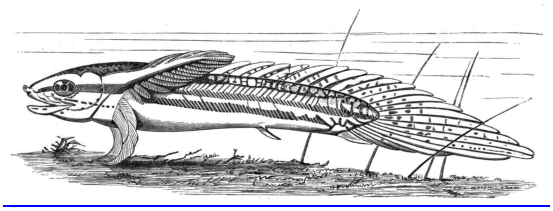


Рис. 281.—Личинка *Polypterus senegalus*. × 4. Демонстрирует характерную позу, когда лежит на дне аквариума, и большой размер кожных жабр. (От Budgett.)

У представителей рода *Calamichthys* тело сильно удлиненное и по форме напоминает угря. Брюшные плавники отсутствуют, и в норме нет подперикулума. Спинные плавники более изолированы, чем у *Polypterus*, и каждый позвоночник поддерживает только один мягкий луч. Известен только один вид, *C. calabaricus*[577] (рис. 282).

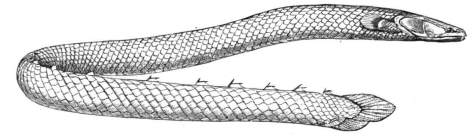


Рис. 282.—*Calamichthys calabaricus*. × ⅔. (Из образца, хранящегося в музее Кембриджского университета.)

Calamichthys имеет более ограниченное распространение, чем *Polypterus*, и приурочен к некоторым рекам Западной Африки. Впервые добытый в Крик-Тауне на реке Олд-Калабар, теперь известно, что он встречается в дельте Нигера, на побережье Камеруна и далеко на юг до реки Чилоанго, часто встречаясь в небольших мутных реках, впадающих в устья.[578] Это очень проворная рыба, плавающая как змея и питающаяся насекомыми и ракообразными. Анальный плавник у самца увеличен, а детеныши снабжены кожными жабрами. *Каламихтис* может достигать длины почти 40 см.

* * * * *

У остальных телеостоми (ACTINOPTERYGII) парные плавники неизменно недольчатые, с короткими многобазальными эндоскелетными опорами. Плавниковые лучи являются основной опорой как срединных, так и парных плавников. Яремные пластинки обычно заменены жабрно-подчерепными лучами, но и те, и другие могут сосуществовать. Актиноптеригии являются преемниками кроссоптеригий в палеонтологической последовательности, и когда последние начали сокращаться в каменноугольный и пермский периоды, первые, в основном представленные более ранними хондростеями, уже стали доминирующими рыбами того периода.

Порядок II. Хондростеи (аципенсероидеи).

У этих Рыб, старейших и наиболее примитивных из актиноптеригий, плавниковые лучи срединных плавников все еще продолжают сохранять свое примитивное численное превосходство над радиальными, а хвост гетероцеркальный. Имеется единственный спинной и анальный плавники, которые, как и верхняя лопасть хвостового плавника, обычно снабжены опорой. Брюшные брюшные плавники. Чешуя обычно ромбическая и ганоидная. Позвоночный столб конический. Насколько известно, хондрокраниум лишь незначительно окостенел, а кости черепа в основном состоят из кожи. Вторичный грудной пояс все еще включает в себя пару инфраключиц.

Хондростеи впервые представлены в нижнем девоне одиночным родом палеовязких *Cheirolepis*, современником самых ранних Crossopterygii. Они встречаются на протяжении всего мезозойского периода, за исключением мелового, а также в эоцене, и, хотя численность и разнообразие их неуклонно сокращаются, они постепенно приближаются к своим выродившимся и в некоторых отношениях высокоспециализированным потомкам - осетровым и веслоногим рыбам из существующей ихтиофауны. Из семи семейств, включенных в эту группу, Palaeoniscidae являются старейшими и наиболее распространенными. Platysomidae являются специализированным ответвлением от Palaeoniscidae, и, если их справедливо считать хондростеями, возможно, то же самое можно сказать и о проблемных Belonorhynchidae. С другой стороны, у Catopteridae есть определенные черты, которые указывают на подход к рыбам совершенно более современного типа. Наконец, Chondrosteidae представляют собой этап в карьере дегенерации, кульминации которого достигают современные Polyodontidae и Acipenseridae.

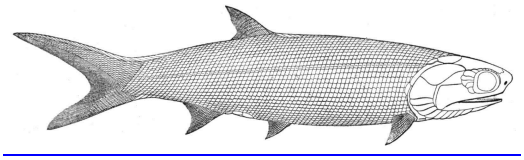


РИС. 283.—*Palaeoniscus macropomus*. Восстановление, почти наполовину нат. размер. (Из Тракера.)

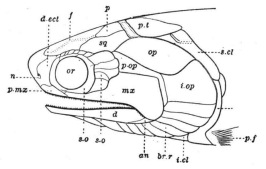


Рис. 284.—Контурная реставрация черепа и второго грудного пояса *Palaeoniscus macropomus*. *an*, угловой; *br.r*, жаберно-стегальные лучи; *cl*, ключица (cleithrum); *d*, зубная кость; *d.ect*, кожная латеральная решетка; *f*, лобная; *i.cl*, подключица; *i.op*, подглазничная кость; *mx*, верхняя челюсть; *n*, ноздря; *op*, крышечная кость; *или* глазница; *p*, теменная кость; *p.f*, грудной плавник; *p.mx*, премаксилла; *p.op*, предплечье; *p.t*, задне-височная; *s.cl*, надключица; *s.o*, окологлазничные кости; *квадратная*, плоская кость; единственная срединная кость, покрывающая короткую трибуну, вероятно, является кожной мезетмовидной, а та, что расположена между плоской и заднебоковой, - надвисочной. Пунктирные линии обозначают сенсорные каналы. (Из Traquair.)

Семейство 1. Palaeoniscidae.[579]— Рыбы с веретенообразным телом, короткими спинным и анальным плавниками и обычно с полным покрытием сочленяющейся ромбической, реже циклоидной, ганоидной чешуей (рис. 283). Опорные точки обычно присутствуют у оснований срединных плавников, и особенно вдоль спинной границы верхней хвостовой доли. О наличии ребер неизвестно. Череп покрыт очень полным рядом парных кожных костей, которые по количеству и расположению соответствуют нормальному типу костеостомы (рис. 284). Вторичная верхняя челюсть включает в себя как предчелюстные, так и большие челюсти; и, как правило, как зубная, так и селезеночная кости нижней челюсти являются зубочелюстными. За исключением отсутствия межлопаточной кости, оперкулярный ряд костей является полным, включая многочисленные жаберно-подостные лучи. Имеется единственная небольшая срединная яремная пластинка.

Палеонискиды примечательны как своим индивидуальным и специфическим обилием, так и обширным ареалом во времени. Представленное только *хейролеписом* в средневозрастном красном песчанике и девоне, семейство достигло своего максимального развития в позднепалеозойских породах (каменноугольный период и нижняя пермь), стало редким в мезозое и окончательно сократилось в конце юрского периода. Их географическое распространение в прошлом едва ли менее примечательно. В различных геологических формациях они были обнаружены в Великобритании и Ирландии, в отдаленных частях континентальной Европы, а также в Северной Америке, Южной Африке и Австралии. *Cheirolepis*, *Amblypterus*, *Canobius*, *Phanerosteon*, *Elonichthys*, *Cryphiolepis*, *Palaeoniscus* и *Trissolepis* относятся к палеозойским родам. *Гиролепис*, *уролепис*, *кокколепис*, *оксигнатус* и *центролепис* являются характерными мезозойскими формами.

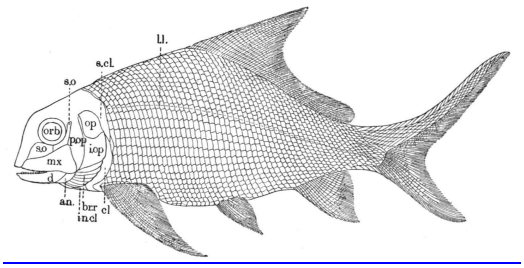


Рис. 285.—Реставрация *Eurynotus crenatus*. *in.cl*, подключица; *l.l*, боковая линия; *шар*, глазница; другие контрольные буквы, как на рис. 284. (Из Тракера.)

Семейство 2. Platysomidae.[580]— Рыбы с более или менее глубоким телом, с удлиненными спинным и анальным плавниками, высокой головой, короткими челюстями, обычно вооруженными тупоконусовидными тройничными зубами, и полностью покрытыми высокой, узкой, ромбической чешуей. Они совпадают с Palaeoniscidae по своей остеологии и

большинству других существенных признаков, и они процветали в большом количестве в каменноугольный и пермский периоды. *Platysomus* обитает от нижнего каменноугольного периода до верхней перми в Великобритании и континентальной Европе, а также встречается в каменноугольном периоде Северной Америки. *Eurynotus* (рис. 285) и необычайно глубокотелый *Cheirodus* (рис. 286), у которого неизвестны брюшные плавники, относятся к родам британского каменноугольного периода.

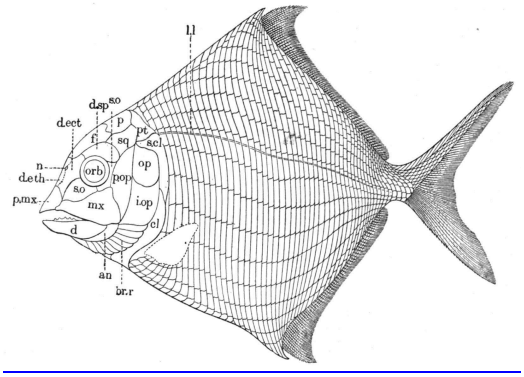


Рис. 286.—Восстановление *гранулезного хеиродуса*. *d.ect*, кожной боковой решетчатой кости; *d.eth*, кожной мезетмовидной кости; *d.sp*, кожной клиновидной или посторбитальной кости; *l.l*, боковой линии; *orb*, орбиты. Грудной плавник обозначен пунктиром. Другие контрольные буквы, как на рис. 284. (Из Traquair.)

Семейство 3. Belonorhynchidae.Систематическое положение этих триасовых форм весьма сомнительно, и ни в коем случае не ясно, являются ли они вообще хондростеями.

Семья. 4. Catopteridae.—Весьма вероятно, что это широко распространенное триасовое семейство является ответвлением от Palaeoniscidae. Он согласуется с последним по общему характеру головы и грудного пояса, а также по ромбической чешуе, но отличается от своих прародителей и приближается к более современным голостеям по полугетероцеркальному состоянию хвоста и приблизительному численному совпадению между плавниковыми лучами и радиалиями спинного и анального плавников.[581]

Семейство 5. Chondrosteidae.—Это семейство обеспечивает интересную аннектантную связь между Palaeoniscidae и их выродившимися живыми представителями Polyodontidae и Acipenseridae. Они сходятся с последними в общей форме тела, росте преоральной трибуны и относительно небольшом размере их вентрально расположенного и, вероятно, выступающего рта (рис. 287). Кожа полностью лишена чешуи, за исключением верхней доли хвостового плавника, где, как у *Polyodon* и *Acipenser*, сохранились примитивные ромбические чешуйки и ряд выступов.

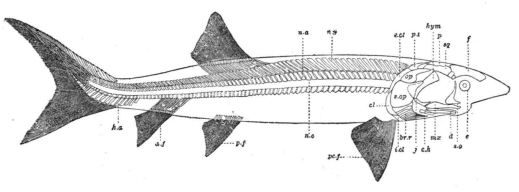


Рис. 287.—Восстановление скелета *Chondrosteus acipenseroides*. *a.f*- анальный плавник; *c.h*- церато-гиальный; *e*- глаз; *h.a* - гемальные дуги; *hym* - подъязычная кость; *j* - скуловая кость; *n.a* - нервные дуги; *n.c*- хорда; *n.s* - нервные отростки; *pc.f*- грудной плавник; *p.f* , брюшной плавник; *s.o*, суборбитальный; *s.op*, субоперкулюм; другие контрольные буквы, как на рис. 284. (В честь Смита Вудворда.)

С другой стороны, на их родство с Palaeoniscidae указывает общее расположение кожных косточек крыши черепа и наличие поперечного ряда надвисочных костей и обширной серии жабрно-остистых лучей (рис. 288). Семейство представлено *Chondrosteus*[582] из Нижних районов Дорсета и Лестершира и *Gyrosteus* из Верхних районов Йоркшира. С эволюционной точки зрения важно, что Chondrosteidae не появляются до тех пор, пока Palaeoniscidae не окажутся на грани вымирания.

Два оставшихся семейства, Polyodontidae и Acipenseridae, сходятся в том, что представляют собой замечательную закваску признаков, в остальном отличающих типичных эласмобранчей, связанных с определенными примитивными чертами, которые они, несомненно, унаследовали от какого-то отдаленного предка, общего как для существующих эласмобранчей, так и для других первичных групп рыб, а также с другими, очевидно, вследствие вырождения.

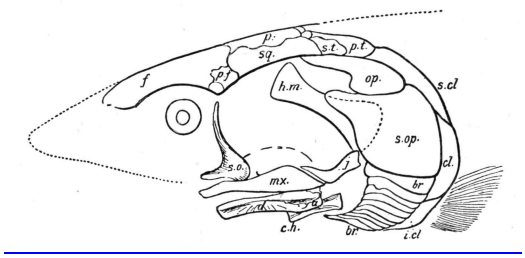


Рис. 288.—Боковой вид восстановленного черепа и грудного пояса *Chondrosteus acipenseroides*. *a*, угловые; *br*, жаберно-течевые лучи; *c.h*, церато-гиальные; *h.m*, подъязычная кость; *j*, скуловая кость; *p.f.*, заднелатеральный; *s.op*, подглазничный; *s.t*, надпозиционный; другие опорные буквы, как на рис. 284. (Вслед за Тракуэром.)

Наиболее интересную иллюстрацию первого пункта можно найти в состоянии примитивной верхней челюсти, которая, особенно у Polyodontidae, обычно является эластично-ответвленной в срединном соединении небно-квадратных перекладин под основанием черепа, но костистой при наличии вторичной верхней челюсти, образованной двумя верхними челюстями. Оба семейства также сходятся во мнении об обладании беззубым позвоночным столбом, который, если он и напоминает костистый позвоночный столб потенциально дугообразным, тем не менее, имеет более развитый ряд отчетливых межкорсовых и межжелудочковых хрящей, регулярно чередующихся лишь с частично костными бази-спинными и бази-вентральными костями, чем можно встретить у любых других взрослых рыб, за исключением эласмобранчей. Примитивные черты проявляются в наличии дыхальцев, иногда ассоциируемых с псевдоответвлениями; наличие в одном семействе (Acipenseridae) подъязычной полубранши, снабжаемой кровью непосредственно из брюшной части аорты, и существование многоклапанного артериального конуса и кишечного спирального клапана. Наконец, массивный рост хондрокраниума, полностью

лишенного хрящевых костей, за исключением тех случаев, когда они могут быть представлены шинообразными перепончатыми костями, фрагментация покрывающих их кожных косточек, дегенерация верхнечелюстного скелета и потеря жаберно-ножных лучей, а также почти полное исчезновение примитивного ромбического чешуйчатого покрова, вероятно, следует рассматривать как результат длительной дегенерации у какого-то отдаленного предка палеонтологов.

Семейство 6. Polyodontidae. Polyodontidae более обобщены, а по некоторым признакам явно более селахиоидны, чем Acipenseridae. Тело веретенообразное и, по-видимому, без чешуи, но примитивный чешуйчатый вид все еще представлен отдельными рудиментарными чешуйками, вкрапленными в мягкую кожу, и непрерывным рядом ромбических чешуек на верхней хвостовой доле, которая также имеет спинную бахрому из крупных бугорков.[583] Рострум исключительно длинный, лопатообразный или несколько конический, с жесткой осью и более тонкими и гибкими краями. Усики отсутствуют. Рот широкий, не похожий на носик. Грудные плавники лишены шипов. Две пары закрытых мембраной пустот отделяют парные кожные кости крыши черепа (возможно, теменные и лобные) от более латерально расположенных заднебоковых и чешуйчатых костей, и кзади от орбит нет срединных пластинок, как и каких-либо представителей надвисочных костей. В дополнение к небольшой лучезарной крышечке сохраняется слабая подглазничная кость. Подъязычная гемибранха полностью подавлена. Известны только два рода, каждый с одним видом.

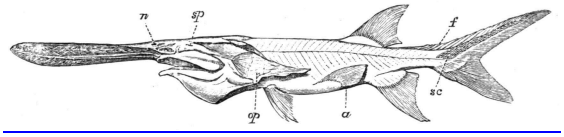


Рис. 289.—*Polyodon folium*. *a*, задний проход; *f*, опора; *n*, ноздри; *op*, крышечка; *sc*, ромбические чешуйки на верхней хвостовой доле; *sp*, левое дыхальце.

Веслоногая рыба, или ложкоклювка, *Polyodon folium* (рис. 289) обитает в реках южных штатов Северной Америки, Миссисипи, Огайо и Миссури, а также в их многочисленных притоках и ручьях. Рыба с вялым поведением, *полиодон* питается в основном илом и содержащимися в нем мельчайшими организмами, причем исключительно длинные жаберные щели, вероятно, образуют эффективный фильтр, предотвращающий попадание частиц пищи через жаберные щели с током воды при выдохе. Особая трибуна, по-видимому, используется для перемешивания грязи во время кормления, но ввиду мутной воды, которую часто посещает Рыба, и очень маленького размера глаз, нельзя упускать из виду ее ценность как органа осязания. *Полиодон* может достигать длины 5-6 футов. Время нереста варьируется, в зависимости от местности, с марта по июнь. О разработке *Polyodon* ничего не известно. Детеныши длиной менее 6-8 дюймов неизвестны, и экземпляры такого размера встречаются очень редко. Челюсти снабжены мелкими зубами до тех пор, пока Рыба не вырастет примерно наполовину, когда они станут беззубыми. Икру готовят из яиц, и центры, где занимаются этим производством, расположены в основном вдоль течения Миссисипи. Второй вид, *Psephurus gladius*, обитает в реках Ян-цзе-Кианг и Хоанхо в Китае и отличается от *Polyodon* конической формой своего рострума и меньшим количеством и большим размером своих опор. *Утверждается, что Psephurus* достигает в длину 20 футов. Семейство представлено в эоцене штата Вайоминг родом *Crossopholis*, который

примечателен сохранением чешуи на туловище в виде небольших, несколько квадратных зубчатых дисков, расположенных косыми рядами.

Семейство 7. Acipenseridae.—У представителей семейства осетровых тело удлиненное, цилиндрическое и несколько громоздкое. Рострум хорошо развит и часто массивный, с поперечным рядом простых или разветвленных предротовых усиков на брюшной поверхности. Рот маленький и заметно выступающий. Челюсти лишены зубов, за исключением личинок. Как и у представителей предыдущего семейства, примитивная ромбическая чешуя ограничена верхней долей хвоста, которая, подобно спинному и анальному плавникам, снабжена опорой. В других местах чешуя представлена пятью продольными рядами крупных костных щитков и промежуточными небольшими рассеянными окостенениями. Передний кожный луч грудного плавника толстый и похожий на позвоночник. Кожные кости крыши черепа шовно соединяются друг с другом, образуя непрерывный щит, прерываемый боковыми пустотами. Срединная кожная кость в затылочной области передает затылочный сенсорный канал. Оперкулярный ряд представлен только оперкулярной костью.

Семейство включает всего два рода, *Acipenser* (рис. 290) и *Scaphirhynchus*, и около двадцати видов, обитающих в морях, эстуариях и реках умеренного и северо-умеренного регионов северного полушария. *Acipenser* включает в себя более типичных осетровых и отличается наличием дыхалец и тем фактом, что продольные ряды щитков остаются отчетливыми до основания хвостового плавника.

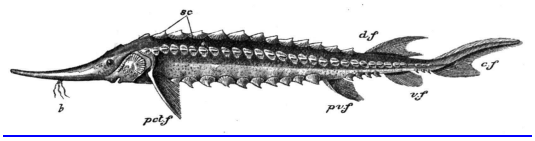


Рис. 290.—Стерлядь (*Acipenser ruthenus*). *o*, усачи; *c.f*, хвостовой плавник; *d.f*, спинной плавник; *pct.f*, грудной плавник; *pv.f*, брюшной плавник; *sc*, щитки; *v.f*, брюшной или анальный плавник. (От Паркера и Хасвелла, в честь Кювье.)

Существует, вероятно, около пятнадцати видов, но точное число неизвестно. Осетровые в изобилии водятся в Черном, Азовском, Каспийском морях и их притоках, особенно в Дунае, Дону, Днепре, Урале и Волге. Они также присутствуют в реках и на побережьях Северной Европы и Китая. Пять видов встречаются в Северной Америке, на побережьях Атлантического и Тихого океанов и в реках этих регионов, а также в Великих озерах.[584] Один или два вида почти исключительно пресноводные, но большинство осетровых - мигрирующие рыбы, обитающие в море, но поднимающиеся по рекам на нерест. Их пища состоит из червей, моллюсков, более мелких рыб и водных растений; при питании рот вытягивается вниз в виде цилиндрической структуры, похожей на носик, и погружается в ил. Единственный вид, о котором достоверно известно, что он часто встречается у берегов Великобритании, - это обыкновенный осетр (*A. sturio*), который также водится в Черном и Средиземном морях и в изобилии обитает на атлантическом побережье Северной Америки от штата Мэн до Южной Каролины. Этот вид встречается по всему нашему побережью, возможно, в большем количестве на северных и восточных берегах. Весной и летом рыба поднимается вверх по рекам, часто на значительное расстояние. Его присутствие было

зафиксировано в реке Северн, недалеко от Шрусбери; в реке Трент в Ноттингеме, а также, но не в последние годы, в Темзе над Лондонским мостом.[585] В этой стране этот вид является "Королевской рыбой", причем по негласному Акту Эдуарда II. предписано, что "Королю принадлежат морские обломки по всему королевству, киты и крупные осетры, за исключением определенных мест, привилегированных королем".[586] Хотя и не такой крупный, как некоторые из его российских родственников, *A. sturio* часто достигает больших размеров. Даже на наших собственных побережьях были зафиксированы случаи поимки особей длиной от 8 до 10 футов. Большой русский осетр (*A. huso*), который распространен в Черном, Азовском и Каспийском морях, а также в впадающих в них реках, является самым крупным из всех осетровых, были пойманы особи весом 2760 и 3200 фунтов. Стерлядь (*A. ruthenus*), распространенная аналогичным образом и часто поднимающаяся по Дунаю до Вены, намного меньше и редко превышает три фута в длину.

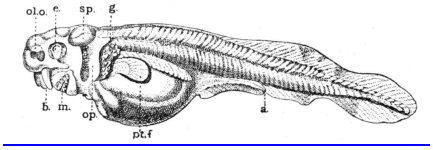


Рис. 291.—Личинка *Acipenser ruthenus*. *a*, задний проход; *b*, усики; *e*, глаз; *g*, жабры; *m*, рот с зубами; *ol.o*, орган обоняния; *op*, крышечная раковина; *pt.f*, грудной плавник; *sp*, дыхало. × 10. (От кухонного Паркера.)

В Европе *A. sturio* нерестится около июля, а в Северной Америке (река Делавэр) - в мае. Небольшие по размеру, яйца откладываются в огромном количестве, говорят, что одна самка производит около 3 000 000 яиц за один сезон. Они покрыты желатиновой оболочкой, так что они легко прилипают друг к другу или к другим предметам, а при нанесении на поверхность прилипают полосами или листовидными массами к руслу реки. Молодь вылупляется очень рано, примерно на третий или четвертый день у *A. sturio*, а у стерляди - между девятым и двенадцатым, длина личинки тогда колеблется от 7 до 10 мм. В возрасте нескольких дней личинки очень напоминают личинки существующих голостей, за исключением того, что небольшие жаберные складки оставляют жабры свободно открытыми (рис. 291). Неглубокая пигментированная борозда перед ртом, по-видимому, представляет присоску молодых *амий* и *лепидостеусов*. Несмотря на отсутствие зубов у взрослых особей, и осетр, и стерлядь обладают рудиментарными, некальцинированными личиночными зубами, которые по форме напоминают зубы рыбы-дога, состоящие из широкого основания и острого выступа.

Осетр - рыба, имеющая значительное экономическое значение. Мякоть является пищевым продуктом, и из яичников некоторых российских и американских видов ежегодно готовят тысячи центнеров икры. Большое количество изостекла получают из воздушных пузырей в Соединенных Штатах и в России. Орган вскрывают и промывают; затем удаляют внутреннюю оболочку и высушивают мочевой пузырь, как грубое стекло.

Второй род, *Scaphirhynchus*, к которому относятся осетровые с лопатообразным носом, отличается от *Acipenser* длинной, уплощенной и почти лопатообразной формой рострума, подавлением дыхалец и соединением продольных рядов щитков под спинным плавником с образованием чешуйчатого панциря, полностью закрывающего хвост. Распространение рода позволяет провести интересную параллель с распространением Polyodontidae. Из

четырех видов один (*S. platyrhynchus*) распространен в долине Миссисипи и в реках Западных и Южных штатов Северной Америки, в то время как остальные виды, также исключительно пресноводные, часто встречаются в реках Татарии.

Известно, что аципенсериды встречаются не ранее третичного периода. Щитки, грудные отростки и фрагментарные кости, неотличимые от соответствующих частей существующих видов, были обнаружены в лондонской глине острова Шеппи (нижний эоцен) и в отложениях более позднего эоцена на острове Уайт и в Хэмпшире; а также в плиоцене Англии (Красная скала Саффолка) и Вирджинии.

Отряд III. Голостеи (Lepidosteoidei).

Голостеи включают в себя большое и несколько разнородное скопление рыб, большинство из которых в настоящее время вымерли. Как группу их отнюдь не легко определить или разграничить. Широко отделенные от Chondrostei, существует мало свидетельств существования связующих звеньев между двумя группами, хотя в некоторых отношениях Catopteridae можно рассматривать как переходные. Однако, с другой стороны, голостеи почти незаметно переходят в малакоптеригиевые костистые. У различных ископаемых и недавних голостей можно проследить постепенное приобретение более особых костистых признаков и устранение более архаичных черт их отдаленных костистых предков; и в общем смысле это может быть воспринято как ключ к более заметным признакам группы. Не предполагается, что все семьи Холостей происходят по прямым линиям костиного происхождения. Некоторые семейства, такие как Eugnathidae и Amiidae, возможно, занимают это положение, но другие, такие как пикнодонты, например, кажутся высокоспециализированными и конечными ответвлениями, не оставившими потомства. Из более общих черт, которые сохраняют различные голостеи, можно упомянуть преобладание ромбической чешуи, которая, подобно кожным костям черепа, обычно покрыта разнообразно орнаментированным слоем ганоина; наличие опоры, щечных пластинок, пост- или суборбитальных косточек и сложной нижней челюсти, включающей зубные щели; и брюшное положение брюшных плавников. С другой стороны, признаки прогрессирующей специализации в костистом направлении следует отметить в числовом соответствии между кожными лучами срединных плавников и поддерживающими их радиалиями, а также в характере позвоночного столба. У некоторых голостей, особенно у ранних форм, центральная часть заострена, но между этим примитивным состоянием и наличием хорошо окостеневших центральных частей, связанных с такими же костистыми дугами, можно обнаружить почти все градации. Хондрокраниум более или менее полностью заменен хрящевыми костями, соответствующими тем, которые обычно присутствуют в костистых костях, в то время как небно-крыловидные хрящи, также модифицированные ростом хрящевых костей, отдельно сочленяются с боковыми областями решетчатой кости вместо того, чтобы соединяться в вентральном симфизе под основанием черепа. За редкими исключениями (*например,* у некоторых пикнодонтов) верхнечелюстной скелет является полным и включает жаберно-надглазничные лучи; и хотя часто присутствует одна голевая пластинка, она может отсутствовать у целых семейств. Как и многие другие структуры, хвост находится в переходном состоянии: действительно гетероцеркальный, но изначально гомоцеркальный, его можно описать как полугетероцеркальный. Инфраключичные пластинки больше не являются частью вторичного грудного пояса, их место занимают

ключицы, которые, как и у большинства костистых костей, сходятся в вентральном симфизе.

В некоторых семействах отсутствуют признаки переходного типа чешуи, и их можно увидеть в частичной или полной замене ромбического типа тонкой, усеченной циклоидной чешуей. Наконец, мягкие части двух сохранившихся родов не лишены сходных по значению черт. Многоклапанный артериальный конус, правда, все еще сохраняется, но спиральный клапан рудиментарный, дыхальца закрыты, а у самок одного рода (*Lepidosteus*) гонодукты представляют собой перитонеальные трубы, непрерывные, как у большинства костистых, с вложениями яичников.

Рыбы, включенные здесь в Holostei, составляют протоспондилии и эфеоспондилии Смита Вудворда.[587] В первой группе позвоночные центры либо полностью отсутствуют, либо, если они присутствуют, их компоненты в виде чередующихся гипо- и плевроцентров неизменно остаются отчетливыми в хвостовой части. Последняя группа была создана для временного приема двух высокоспециализированных семейств с неопределенным родством, которые отличаются от протоспондилиев более высоким уровнем строения позвонков, причем центральная часть всегда является цельной, без каких-либо признаков отчетливых гипо- и плевроцентров.

Голостеи впервые появляются в перми, где они представлены одним родом (*Acentrophorus*). В мезозойский период они были в изобилии распространены в Триасе, достигнув своего максимального развития и став доминирующими рыбами юрского периода. В меловой период они начали приходить в упадок, и в третичный период сократились до двух семейств, которые в настоящее время являются единственными выжившими из этой группы.

Из шести семейств протоспондилий Semionotidae являются старейшими и наиболее распространенными, а Macrosemiidae - тесно связанной группой. Пикнодонтиды представляют собой высокоспециализированное конечное ответвление. Eugnathidae, очевидно, ведут свое происхождение от Amiidae, и из того же источника, вероятно, были выведены Pachycormidae. Родство Aspidorhynchidae и Lepidosteidae (Aetheospondyli) крайне сомнительно. То, что эти две семьи связаны, кажется вероятным, но, кроме возможности отдаленной связи с протоспондилиями, нет никаких сведений об их происхождении.

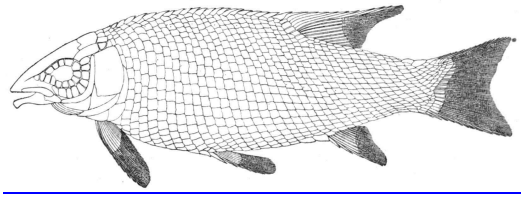


Рис. 292.—Реставрация *малого Лепидота*. Верхняя юра, Дорсет. × ⅕. (В честь Смита Вудворда.)

Семейство 1. Semionotidae.—мелкозубые, веретенообразные или полнотелые голостеаны с ромбической чешуей, редко, как у *Aetheolepis*, циклоидной в хвостовой части. Все плавники снабжены опорой. Зубы более или менее конические, у некоторых родов с тенденцией к переходу в триторальные. Яремная пластинка присутствует или отсутствует. *Acentrophorus* (верхняя пермь); *Semionotus* (триады Англии, Германии, Южной Африки и Северной Америки); *Lepidotus* (рис. 292) (триады Германии, юрский период Европы и Индии, меловой период Бразилии); глубокотелые *Dapedius* (триады Дорсета, рис. 293) и *Aetheolepis* (юрский период Нового Южного Уэльса) являются характерными родами.

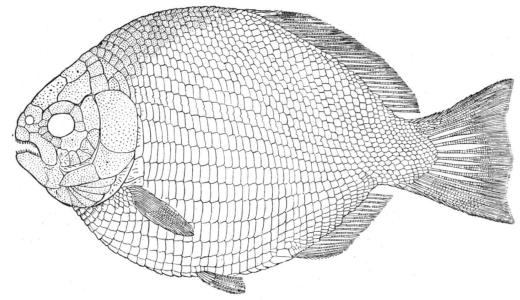


Рис. 293.—Реставрация *Дапедиуса политуса*. Нижняя юра, Дорсет. × ¼. (По имени Смита Вудворда.)

Семейство 2. Macrosemiidae.—Близкородственный семионогим, но с более вытянутым спинным плавником. *Macrosemius* (верхняя юра Англии, Германии, Франции); *Notagogus* (верхняя юра Неаполя, Бавария, Франция); *Petalopteryx* (верхний мел Сирии).

Семейство 3. Pycnodontidae.—Высокоспециализированные глубоководные рыбы с маленьким ртом и характерными скрежещущими или тройничными зубами. Чешуя ромбическая. Опора отсутствует. Спинной и анальный плавники длинные. Яремной пластинки нет. Ареал семейства простирается от нижнего Лиаса до нижнего эоцена включительно. *Mesodon*, *Mesturus*, *Гиродус* и *микродон* относятся к юрским родам. *Coccodus* и *Xenopholis* встречаются в верхнем меловом периоде Сирии (гора Ливан), а *Pycnodus* - в различных формациях европейского эоцена.

Семейство 4. Eugnathidae.—Крупнозубые, удлиненно-веретенообразные хищные рыбы с заостренными зубами, ромбической чешуей, короткими спинным и анальным плавниками, единственной яремной пластинкой и выступающей точкой опоры. Центры позвонков представлены отчетливыми гипо- и плевроцентрами, которые могут образовывать полные чередующиеся кольца в хвосте.

Семейство впервые появляется в Триасе и обитает на протяжении всего юрского периода. *Eugnathus* (юрский период) и *Eurycormus* (верхняя юра). *Caturus* (рис. 294) имеет более обширный ареал, встречаясь в верхнем триасе Тироля и в верхней юре Англии и Баварии. *Caturus* и *Eurycormus*, с их относительно тонкими, усеченными, циклоидными чешуйками, утратившими сочленение стержня и гнезда, образуют связующие звенья между более типичными *Eugnathus* и Amiidae.

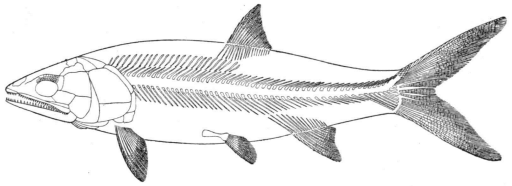


Рис. 294.— Восстановление *Caturus furcatus*, без образования чешуи. × 1/11. Верхняя юра Баварии. (От Смита Вудворда.)

Семейство. 5. Amiidae.—Тело веретенообразное, несколько сжатое. Чешуя равномерно тонкая, циклоидальная, с бороздками. Единственный спинной плавник длинный и низкий.

Анальный плавник короткий. Хвост почти гомоцеркальный, с закругленным задним краем. Опора отсутствует на всех плавниках. Умеренно крупные конические зубы присутствуют на предчелюстных, верхнечелюстных, небных и зубочелюстных костях, а более мелкие - на вомерных, крыловидных, селезеночных и парасфеноидных. Пре- и постцентральная кости срослись на туловище, образуя полноценную костную амфикоэльную ось, но отчетливо различимы на хвосте. Присутствует единственная крупная яремная пластинка. У одиночных видов воздушный пузырь ячеистый, и его афферентные артерии отходят от задней дуги аорты. Пилорический отдел слепой кишки отсутствует. На горле присутствуют две своеобразные гребнеобразные структуры.

Лук-плавник (*Amia calva*), единственный существующий представитель семейства, в изобилии встречается в реках и озерах Центральной и Южной Северной Америки, включая великие озера Гурон и Эри. Это прожорливая, плотоядная рыба, питающаяся другой рыбой, а также пресноводными ракообразными и насекомыми, очень живучая и не представляющая экономической ценности. Самец меньше самки, около 18 дюймов в длину, и отличается наличием круглого черного пятна, окруженного оранжевой каймой, у основания хвостового плавника (рис. 295). Самка может превышать 24 дюйма.

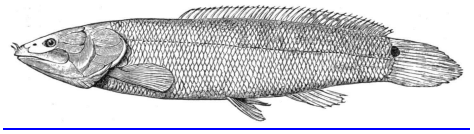


Рис. 295.Носовой плавник (*Amia calva*). (Из образца, хранящегося в музее Кембриджского университета.) × ⅕.

Амия часто поднимается на поверхность, особенно когда вода загрязнена, и делает большие глотки воздуха, и вполне вероятно, что впоследствии воздух попадает в просторный ячеистый воздушный пузырь, который действует как легкое. Сезон размножения, во время которого окраска Рыбы более яркая, чем в другое время, длится с начала мая по июнь, но он может начаться и закончиться несколько раньше, если температура будет благоприятной. Рыба пробирается из более глубоких вод, где она оставалась вялой в течение зимы, к месту нереста. Обычно это происходит на заболоченном конце озера, где в изобилии произрастает водная растительность, пересеченная каналами с чистой водой. Говорят, что там Рыба кружит до тех пор, пока мягкие водоросли и корешки не будут отогнуты и раздавлены в сторону, так что останется участок, имеющий вид примитивной формы гнезда,[588] в котором откладываются яйца. Их можно найти в огромном количестве, прилипающих к листьям и корешкам домашнего сорняка. После яйцекладки самец остается на страже до тех пор, пока не вылупятся детеныши, когда они, по-видимому, покидают гнездо в теле, все еще находящемся под защитой своего бдительного родителя. Во всяком случае, немного позже было замечено, что самца сопровождает стайка молодых мальков, которых он удерживает вместе, кружа вокруг них. Развитие икринок происходит удивительно быстро. От первого расщепления яйцеклетки до вылупления эмбриона весь процесс может быть завершен в течение от 4 до 8 дней. После вылупления личинки достигают 5-6 мм в длину. У них большой желточный мешок и предротовая присоска для прикрепления. Грудные плавники бросаются в глаза раньше, чем остаются какие-либо следы брюшных плавников.

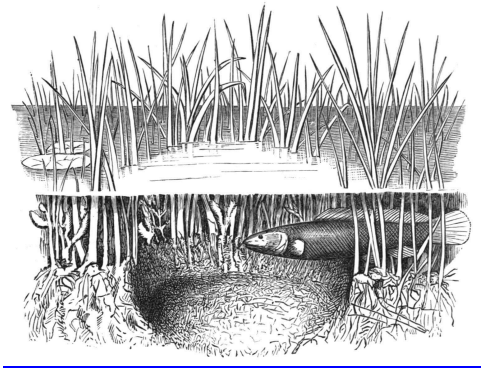


Рис. 296.—*Амия* и ее гнездо. (От Бэшфорда Дина.)

Amiidae, представленные *Megalurus*,[589] Впервые появляются в верхней юре Дорсета, Франции и Баварии. В меловой период семейство представлено *амиопсисами*. Виды *Amia* встречаются в эоцене Европы и Северной Америки. В первом районе род вымер в конце периода нижнего миоцена, но во втором *Amia calva* все еще выживает.

Семейство 6. Pachycormidae.—Большеротые хищные амиоидные рыбы с более или менее выступающей мордой и коротким спинным плавником. Чешуя ромбическая, но тонкая, закругленная сзади и перекрывающая друг друга, иногда отсутствует. Одна большая яремная пластинка.

У более ранних форм (*например, пахикормус*, Лиас) рыло развито незначительно, но у *Hypsocormus* (верхняя юра) и особенно у *Protosphyraena* (Кембриджские Верхние зеленые пески и меловой период Европы и Северной Америки) оно становится значительно удлиненным и ассоциируется с исключительно крепкими зубными рядами.

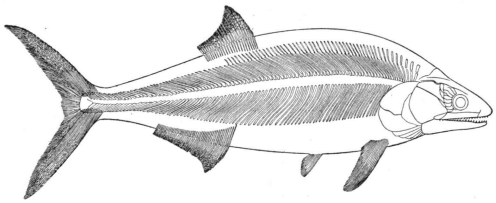


Рис. 297.— Восстановление *Гипсокормус инсигнис*, без образования чешуек. Верхняя юра Баварии. × ⅛. (От Смита Вудворда.)

Семейство 7. Aspidorhynchidae.—Длиннотелые рыбы с заостренной передней ротовой частью, острыми зубами и глубокой ромбической чешуей. Плавники маленькие, спинной и анальный удалены от брюшных плавников. Опора рудиментарная или отсутствует. Яремные пластинки неизвестны.

Известны только два рода. *Aspidorhynchus* - юрская форма. *Белоностомус* относится к верхнеюрскому и меловому периодам. Виды последнего рода имеют очень широкое распространение (Европа, Северная и Южная Америка, Австралия).

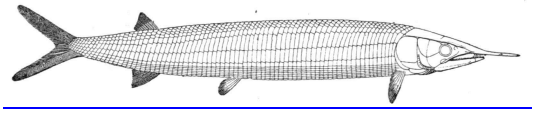


Рис. 298.—Восстановление *Aspidorhynchus acutirostris*. Верхняя юра Баварии. × 1/11. (От Смита Вудворда.)

Семейство 8. Lepidosteidae.—Тело удлиненное, с относительно короткой хвостовой частью. Хвост полугетероцеркальный. Чешуя ромбическая, толстая, покрытая ганоином и сочлененная, не вытянутая вертикально по бокам тела. Спинной и анальный плавники короткие и удалены от брюшных. Срединные плавники с опорой. Как верхняя, так и нижняя челюсти более или менее удлинены, образуя широкий и вдавленный или длинный сужающийся клюв, у переднего конца которого расположены ноздри. Глаза маленькие. Центральная часть позвонка хорошо окостеневшая, опистоцелеобразная и сросшаяся с нервными дугами. Метаптеригоидные кости имеют вторичное сочленение с черепом.[590] Верхние челюсти разделены на множество частей. Яремные пластинки отсутствуют. Жабероногие лучи редуцированы до трех с каждой стороны. Зубы многочисленные, тонкие и неодинакового размера. У более крупных зубов дентин причудливо изогнут. Пилорическая слепая кишка разветвлена и уплотнена в железоподобную массу. Воздушный пузырь клеточный, но кровь в нем поступает не из задней дуги аорты.

Единственным известным родом является *Lepidosteus*, существующие виды которого часто встречаются в пресных водах Северной Америки.[591] Обыкновенный, или длинноносый карась (*L. osseus*), примечательный своим длинным и тонким клювом, обычно в изобилии водится в реках и озерах Соединенных Штатов от Вермонта до Рио-Гранде и может достигать пяти футов в длину. "Коротконосый гар" (*L. platystomus*, Гюнтер) имеет гораздо более короткий и широкий клюв и аналогичное распределение (рис. 299). "Великий" или "Аллигаторный гар" (*L. viridis*, Гюнтер) обитает более южноамерикански, часто посещая реки Южных штатов, Северной Мексики и Кубы. Это, безусловно, самый крупный вид, иногда достигающий длины от 8 до 10 футов.

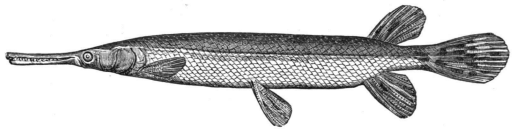


Рис. 299.—Коротконосый карась (*Lepidosteus platystomus*.) × ⅛. (От Бэшфорда Дина, в честь Гуда.)

Лепидостей - прожорливая рыба, охотящаяся на более мелких рыбешек, и, за исключением периода размножения, она часто обитает в более глубоких частях рек или озер. Рыба имеет привычку постоянно подниматься к поверхности и испускать пузырьки газа либо через рот, либо через жаберные щели, и вполне вероятно, что этот газ представляет собой воздух, который был предварительно проглочен на поверхности и пропущен в воздушный пузырь. Примерно в мае *Лепидостеус* в больших количествах прибегает к более мелкой воде, где температура выше, с целью нереста, при этом за каждой самкой ухаживает от одного до четырех самцов.[592] Во время коротких повторяющихся периодов возбуждения, сопровождающихся судорожными хлещущими движениями, выделяются икринки и сперма.

Яйца чрезвычайно липкие и прочно прилипают к камням, на которых они откладываются. Через несколько дней эмбрионы вылупляются, и на этой стадии личинка имеет огромный рот, увенчанный концевым предротовым диском, окаймленным рядом краевых бородавкообразных присосок (рис. 300). Желточный мешок настолько велик, что сильно затрудняет движения личинки; следовательно, с помощью своих присосок молодой *лепидостеус* прикрепляется к окружающим предметам и некоторое время после вылупления остается почти полностью неподвижным. Позже, примерно через две недели после выхода из яйца, желток полностью всасывается, присоски дегенерируют и в конце концов исчезают, а личинка, освобожденная от груза питательных запасов, ведет более активный образ жизни. После поглощения желтка личинки комаров, по-видимому, составляют исключительную диету молодых *лепидостеусов* в течение некоторого времени, но очень скоро молодые рыбы становятся легко съедобными.[593]

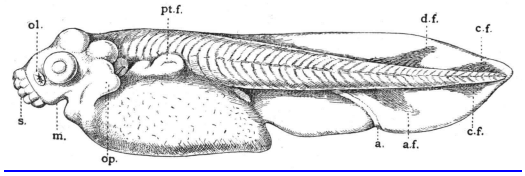


Рис. 300.—Личинка *occeyca*Lepidosteus, длиной 11 мм. *a*, задний проход; *a.f*, *c.f*, *d.f*, развивающиеся анальный, хвостовой и спинной плавники; *m*, рот; *ol*, орган обоняния; *op*, крышечная раковина; *pt.f*, грудной плавник; *s*, присоска. (От Бальфура и Н. Паркера.)

Лепидостеи, по-видимому, были в изобилии распространены в Европе в периоды эоцена и миоцена, но вымерли до плиоцена. В Северной Америке род также датируется эоценом и сохранился до сих пор.

Порядок IV. Костистые.

[Описание этого Приказа см. на стр. 541 f.]

ГЛАВА XIX

ДИПНЕВСТИ

Подкласс III. Dipneusti (Дипной).

Эти исключительно интересные Рыбы отличаются более или менее остролопастными парными плавниками и перекрывающейся циклоидной чешуей, а также тем фактом, что костистых кожных лучей срединных плавников гораздо больше, чем поддерживающих их радиалий. Хвост гетероцерковый или, по-видимому, дифицерковый. Ноздри нижние. Позвоночный столб заостренный. Радиалии срединных плавников сочленяются с

прилегающими нервными или гемальными отростками и совпадают с ними численно. Череп аутостильный. Предчелюстные и верхнечелюстные кости отсутствуют, но вторичная нижняя челюсть представлена определенными кожными костями, из которых наиболее важными являются несущие зубы селезенки, зубные кости отсутствуют вообще или, если они присутствуют, беззубые и маленькие. Кожные кости черепа включают срединные, а также парные боковые пластинки, но их связь с таковыми у других рыб очень неясна. Две крышечные кости присутствуют всегда, но жаберно-подушечные лучи неизвестны. Одним из наиболее важных диагностических признаков является зубной ряд. Все дипневмы сходятся в том, что у них большие триторальные зубные пластинки, поддерживаемые небно-крыловидными и селезеночными костями. Вторичный грудной пояс включает в себя только ключицу и подключичники. Имеется тазовый пояс. Застежки отсутствуют. Из четырех семейств Dipneusti два, Ctenodontidae и Uronemidae, относятся исключительно к палеозою. Третий вид, Ceratodontidae, относится к мезозою и сохранился до сих пор. Четвертый, Lepidosirenidae, известен только двумя существующими родами.

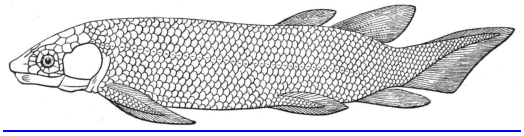


Рис. 301.—Реставрация *Dipterus valenciennesi*. × ⅕. (Из Тракера.)

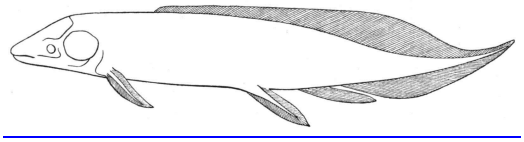


Рис. 302.—Контурная реставрация *Фанероплейрона андерсони*. Верхний девон. (Из Долло, после Тракера.)

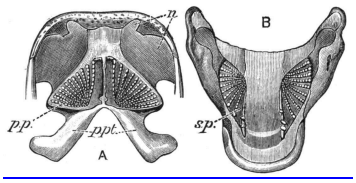


Рис. 303.—Зубные пластинки *Dipterus valenciennesi*, нац. размер. **A**, Верхняя челюсть; **B**, нижняя челюсть. *n*, положение ноздрей; *n.n.*, небные зубные пластинки; *p.pt*, небно-крыловидные кости; *sp*, селезеночные зубы. (От Смита Вудворда, по имени Тракуэр.)

Семейство. 1. Ctenodontidae.—Тело веретенообразное. Хвост гетероцерковый или, по-видимому, дифицерковый. За исключением анального плавника, который всегда отчетлив, остальные срединные плавники либо отчетливые, либо сплошные. Зубные пластинки, пересеченные расходящимися поперечными гребнями, заканчивающимися рядами конических зубчиков (зубной ряд ктенодонта, рис. 303). Вомериновые зубы неизвестны. Кости черепа многочисленные и мелкие, и, как и при сквамации, с добавлением ганоина или без него. Яремные пластинки присутствуют или отсутствуют.[594] Старейшим родом является

Dipterus[595] из Старого Красного песчаника Шотландии, где он является современником самых ранних кроссоптеригий, а также старейших известных актиноптеригий (*Cheirolepis*). *Фанероплейрон* (Старый красный песчаник Шотландии, верхний девон Канады, рис. 302), *Скауменация* (верхний девон Канады), *ктенодус* (каменноугольный период Великобритании и Северной Америки) и *сагенодус* (каменноугольный период Великобритании и нижняя пермь Богемии) принадлежат к одному семейству.

Семейство. 2. Уронемиды.—Тело веретенообразное. Зубной ряд нектенодонтальный, состоящий из участков отчетливо выраженных округлых зубчиков с рядом базально сливающихся конических зубчиков по внешнему краю каждого. Чешуя тонкая. Все срединные плавники сплошные. Хвост, по-видимому, двухгранный. Кожные кости черепа, как у *двукрылых*. *Uronemus*[596] (нижний карбон Шотландии) и, возможно, *Conchopoma*[597] (Нижняя Пермь Пруссии) - единственные известные роды.

Два оставшихся семейства обладают определенными чертами, которые, как нельзя утверждать, существовали у их вымерших союзников. Таким образом, оба сходятся в демонстрации тех поразительных и, насколько это касается Рыб, уникальных модификаций воздушного пузыря и сосудистой системы, а также органов обоняния,[598] которые более или менее тесно связаны с привычками дышать воздухом и указывают на заметное сближение с амфибиями. Наряду с такими признаками прогрессирующей специализации в определенных направлениях, многочисленные свидетельства отдаленного происхождения можно увидеть в таких примитивных чертах, как наличие спирального клапана и многоклапанного артериального конуса, а также в коротком и простом пищеварительном канале. Из других точек соприкосновения можно упомянуть отсутствие яремных пластинок, наличие вомериновых зубов, непрерывность всех срединных плавников и, по-видимому, дифицерковый, но, вероятно, гефироцерковый характер хвоста.

Семейство 3. Ceratodontidae.—Тело удлиненное и сжатое. Чешуя крупная, тонкая, неганоидная, частично заключена в кожные мешочки. Парные плавники бисериальные. Хондрокраниум полный. Кожные кости полностью лишены ганоина, уменьшены в количестве, но увеличены в размере. Окологлазничные кости присутствуют. Зубные пластинки овальной, серповидной или треугольной формы, пересеченные несколькими расходящимися эмалированными выступами, заканчивающимися гладкими или слабо зазубренными краями прикуса. Нижняя челюсть с небольшими беззубыми зубцами с каждой стороны. Подъязычная дуга включает в себя небольшую подъязычно-нижнечелюстную и гипогиальную дуги в дополнение к кератогиальной. Жаберных дуг пять, они бисегментированы. На жабрах мало признаков дегенерации. Подъязычно-жаберная щель открыта и связана с псевдобранхиальной щелью. Первые четыре жаберные дуги несут голожабры. Воздушный пузырь одиночный. Молодые особи не снабжены кожными жабрами. Известны только два рода: мезозойский *Ceratodus* и все еще живой *Neoceratodus*. Первый род включает множество видов, по большей части известных только по своим зубным пластинкам, и имеет удивительно широкое распространение в различных геологических формациях. Виды встречаются в триасе Англии, Германии, Индии, Южной Африки (верхние слои Кару), а также, но реже, в некоторых юрских отложениях в Англии и в Колорадо.[599] *Neoceratodus* представлен одиночным видом, *N. forsteri*[600] (рис. 304, А), который в настоящее время ограничен реками Бернетт и Мэри в Квинсленде. На несколько более широкое распространение вида в последнее время указывает наличие зубов в

позднетретичных (аллювиальных) отложениях Дарлинг-Даунс, недалеко от границ Нового Южного Уэльса.

The *Неокератодус*[601] Бернетта часто посещает сравнительно стоячие бассейны или ямы с водой, которые чередуются с неглубокими протоками и обычно полны воды круглый год. В этих бассейнах, заполненных богатой водной растительностью и часто являющихся излюбленным местом обитания утконоса (*Ornithorhynchus*), Рыбы довольно много. Малоподвижная и вялая в своих привычках, обычно неподвижно лежащая на дне, Рыба легко ловится местными жителями ручными сетями или крючками с наживкой. *Неоцератодус* питается пресноводными ракообразными, червями и моллюсками, и для их добычи он выращивает пышную растительность у водоемов примерно так же, как полихета или голотурия глотает песок ради содержащихся в нем частиц питательных веществ. Очевидно, воздушный пузырь всегда является функциональным легким, действующим совместно с жабрами. Через нерегулярные промежутки времени Рыба всплывает на поверхность и высовывает морду, чтобы опорожнить легкие и глотнуть свежего воздуха. При этом животное издает своеобразный хрюкающий звук, "фырканье", как называют это местные рыбаки, который может быть слышен ночью на некотором расстоянии и, вероятно, вызван насильственным выталкиванием воздуха через рот. Как бы ни было полезно легкое как орган дыхания в нормальных условиях, не может быть никаких сомнений в том, что его ценность как таковая намного возрастает всякий раз, когда дыхание жабрами становится затрудненным или невозможным.

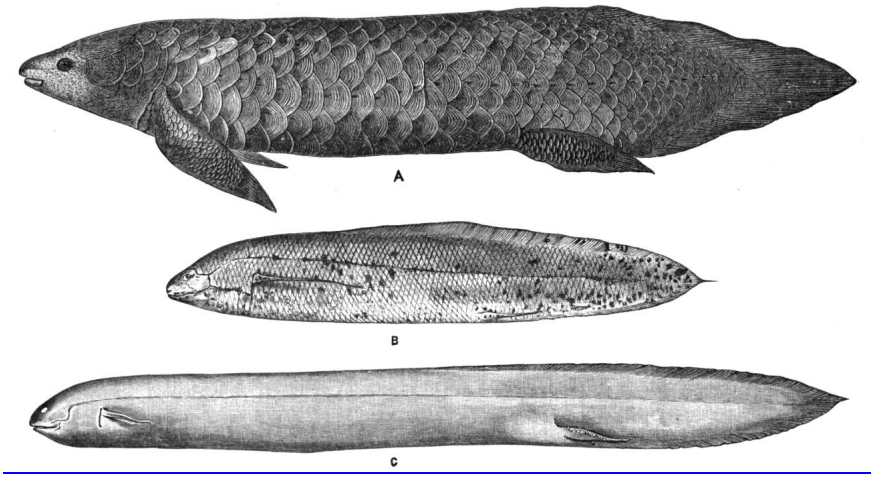


Рис. 304.—**А**, *Neoceratodus forsteri*, Квинсленд; **Б**, *Protopterus annectens*, Гамбия. **С**, *Лепидосирен парадокса*, Парагвай. Отметины в форме ромба на поверхности **В** представляют собой не чешуйки, а участки кожи, очерченные пигментными клетками. У свежего экземпляра чешуйки так же совершенно незаметны, как и у **С**. (**А**, от Günther; **В** и **С**, от Lankester.)

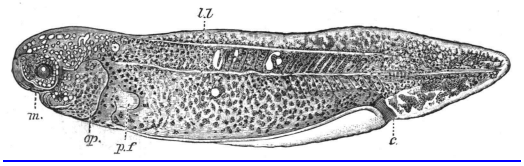


Рис. 305.— Молодой *неоцератодус* через четыре недели после вылупления. *c* - отверстие клоаки; *l.l* - боковая линия; *m* - рот; *op* - крышечная раковина; *p.f*- грудной плавник. (Из Семона.)

По-видимому, это происходит в жаркое время года, когда вода становится грязной из-за присутствия разлагающихся веществ животного или растительного происхождения. Семон приводит поразительную иллюстрацию этого на примере частично пересохшего водоема, в котором вода стала настолько грязной, что была полна дохлой рыбы различных видов. Какими бы фатальными ни были эти условия для обычных рыб, *неоцератодус* не только выжил, но и казался вполне здоровым и свежим. Такие наблюдения представляют исключительный интерес. Они не только дают ключ к пониманию условий жизни, которые со временем, вероятно, привели к появлению легкого дыхания у *неоцератодусов*, но и предполагают возможность того, что сходная среда способствовала эволюции дышащих воздухом позвоночных от жабродышащих и рыбоподобных предков. Несмотря на свое легочное дыхание, *неоцератодус* по своим повадкам больше напоминает типичных Рыб, чем любой другой дипневмоид. Он круглый год обитает в воде. Нет никаких свидетельств того, что он когда-либо высыхал в грязи или впадал в летнюю спячку в коконе, а хорошо развитое состояние его жабр позволяет предположить, что эти органы играют более важную роль в дыхании, чем у *Protopterus* или *Lepidosiren*. Известно, что Рыба не покидает воду, а парные плавники, которые, несомненно, используются в качестве весел, совершенно неспособны удерживать громоздкое тело на твердой земле. Фактически, когда *неоцератодуса* вынимают из его естественной среды обитания, он кажется более беспомощным, чем большинство других рыб, и, несмотря на его способность дышать легкими, вскоре умирает, если не поддерживать влажность искусственными средствами. Нерест происходит с апреля по ноябрь, в основном в сентябре и октябре. Яйца, покрытые желеобразной оболочкой, выделяемой стенками яйцевода, откладываются не в гнезде, а поодиночке среди водной растительности, и, поскольку они не прилипают друг к другу, вполне вероятно, что в конце концов они остаются на иле. Ранние стадии развития демонстрируют общее сходство с таковыми у земноводных. Личиночного метаморфоза не происходит, и ни в какой период у молодого *неоцератода* (рис. 305) нет кожных жабр или цементного органа. Хвост, по-видимому, дифицерковый с самого начала, а тазовые конечности появляются примерно через шесть недель после грудных. Интересно отметить, что зубные пластинки сначала представлены линиями или участками отдельных зубчиков (не ктенодонтов), которые впоследствии срастаются базально (ктенодонтов) до достижения взрослого состояния.[602] *Утверждается, что нео цератодус* вырастает до длины 5-6 футов.

Семейство 4. Lepidosirenidae.Тело удлиненное, цилиндрическое и более или менее напоминает угря, с мелкими циклоидными чешуйками, полностью заключенными в кожу. Парные плавники настолько остро лопастные, что представляют собой сужающиеся цилиндрические нити, в равной степени лишенные чешуи и лучей-плавников. В общем, кожные кости черепа соответствуют костям *Neoceratodus*, но место задней срединной кости занимает большая, похожая на двускатник лобно-теменная кость, расположенная внутри мышц головы и находящаяся в прямой связи с хондрокранием, которое в значительной степени отсутствует в межорбитальной области. Окологлазничные кости отсутствуют.

Верхнечелюстные кости значительно редуцированы. Нижняя челюсть без зубных пластинок. Небные и селезеночные зубные пластинки с тремя незубчатыми выступающими гребнями. Подъязычная дуга состоит только из кератогиалов. Подъязычная щель закрыта. Некоторые передние жаберные дуги лишены жаберных нитей; при наличии последние имеют форму листков и свободны. Воздушный пузырь - двойное легкое. Происходит личиночная метаморфоза, и у детенышей появляются кожные жабры. Семейство включает два рода, *Protopterus* и *лепидосирены*. У представителей первого рода парные плавники либо односерийные, либо состоят только из осевых мезомер; имеется шесть жаберных дуг и пять расщелин; а личиночные жабры обычно сохраняются в качестве остатков на протяжении всей жизни. У *лепидозирена* парные плавники сведены к сегментированной оси, без пред- или постосевых радиалов. Имеется пять жаберных дуг и четыре расщелины, а кожные жабры исчезают вскоре после личиночной метаморфозы.

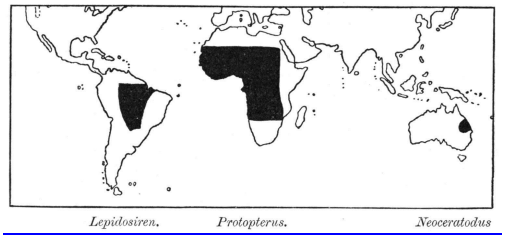


Рис. 306.— Карта, показывающая распределение сохранившихся дипневмоний.

Протоптерус широко распространен в средней части великого африканского континента, от реки Сенегал и Белого Нила на севере до бассейна Конго, озера Танганьика и Замбези на юге. Известны три вида: *P. annectens* (рис. 304), *P. aethiopicus* и *P. dolloi*. *Протоптерус*[603] обычно встречается на болотах вблизи рек. Прожорливая по своим привычкам Рыба в основном плотоядна, питаясь в основном лягушками, червями, насекомыми и ракообразными. Она ни в коем случае не прочь поохотиться на себе подобных, и если несколько из этих рыб заперты в одном аквариуме, они склонны давать волю своим каннибальским инстинктам, откусывая хвосты или конечности своим собратьям. Недостающие части вскоре восстанавливаются, но новые члены обычно несколько ненормальны, хвост, например, никогда не восстанавливает свою первоначальную длину, в то время как новая грудная конечность может быть раздвоенной или даже трехстворчатой.[604] Хвост - основной орган передвижения, и с его помощью Рыба способна к удивительно быстрым, ловким движениям. При медленном перемещении по дну аквариума парные конечности попеременно перемещаются взад и вперед в противоположные стороны, в некотором роде двуногими. Конечности бесполезны для плавания, хотя возможно, что они могут быть полезны при ползании по дну, или при балансировании, или в качестве органов осязания. *Говорят, что протоптерус* дышит не только жабрами, но и легкими и через короткие промежутки времени всплывает на поверхность, чтобы глотнуть свежего воздуха.

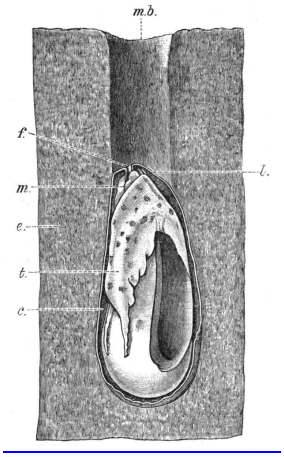


Рис. 307.— Схема торпидного *протоптеруса*, *in situ*. *c*, кокон; *e*, земля; *f*, воронка, ведущая ко рту Рыбы; *l*, крышка; *m*, рот; *m.b*, устье норы; *t*, хвост. (От Ньютона Паркера.)

В засушливые сезоны болота, в которых обитает *протоптерус*, пересыхают, и, чтобы справиться с этим неблагоприятным изменением окружающей среды, Рыба впадает в спячку или летний сон, пока следующий сезон дождей не создаст условия, более благоприятные для активной жизни. Готовясь к летнему сну, пока грунт не стал слишком твердым, Рыба погружается в ил на глубину около 18 дюймов и там сворачивается в колбу (рис. 307) на дне норы, которая выстлана капсулой из затвердевшей слизи, выделяемой кожными железами.[605]Горловина колбы закрыта капсульной стенкой или крышкой, которая перфорирована небольшим отверстием. Края этого отверстия загибаются внутрь, образуя трубчатую воронку для введения между губами Рыбы. Находясь внутри своего кокона, Рыба окружена мягкой слизистой слизью, несомненно, для поддержания влажности кожи, а ее легкие являются единственными органами дыхания, воздух проходит из открытого рта норы через отверстие в крышке прямо в рот животного. Питание рыб в состоянии покоя осуществляется за счет поглощения жира, накопленного в почках и гонадах, отчасти по типу, известному в жировых телах насекомых и железах грызунов, находящихся в спячке. Даже части хвостовых мышц подвергаются жировой дегенерации, и, таким образом, способом, напоминающим режим питания лосося в период размножения и головастика во время его метаморфозы, становится доступным дополнительный запас питательных веществ для поддержания жизни Рыбы во время ее долгого летнего сна. Весьма вероятно, что исключительно многочисленные лейкоциты действуют как переносчики в процессе транспортировки жировых частиц к различным органам и тканям организма. Продолжительность летнего сна, естественно, зависит от продолжительности сухого сезона, и, вероятно, он длится в среднем почти полгода (с августа по декабрь). Коконы, помещенные снаружи в оболочку из затвердевшего ила, часто привозили в Европу, и при помещении в воду подходящей температуры длинный вялый *протоптерус* выходит из своей тюрьмы в совершенно здоровом состоянии и возобновляет частично жаберный, а частично легочный способ дыхания. Негры Западного побережья Африки очень неравнодушны к этим рыбам, которых они выкапывают из высохших болот и сохраняют в их комочках грязи в качестве пищи. С наступлением сезона дождей, когда болота затопляются, *протоптерус* выходит из своего кокона и, возвращаясь к своей прежней активной жизни, вскоре приступает к задаче воспроизводства себе подобных. Важные наблюдения Баджетта[606] пролили много света на любопытные привычки размножения и развитие этих рыб. Рыба устраивает гнездо на краю болота. Гнездо представляет собой

просто ямку неправильной формы, глубиной около фута, заполненную водой и окруженную высокой травой (рис. 308). В гнезде нет подкладки, и яйца откладываются на голой грязи. До тех пор, пока яйца не вылупятся, что происходит примерно на восьмой день, и пока личинки находятся в гнезде, самец остается настороже и склонен сильно укусить неосторожного нарушителя. Вероятно, с целью аэрации яиц вода постоянно разбрызгивается хвостом родителя-хранителя. У самца нет и следа специфических сосудистых нитей, которые украшают тазовые конечности самца *лепидозирена* в период размножения. Ранние стадии развития в своих основных очертаниях похожи на таковые у *нео-цератодусов*, но детеныши сильно отличаются. Когда вылупляется молодой *протоптерус* (рис. 309), он снабжен серповидной железистой присоской, или цементным органом, расположенным на нижней стороне головы позади рта, с помощью которого личинка прикрепляется к стенкам гнезда или сосуда, в котором она находится, почти таким же образом, как у молодого *лепидостея*, и, вероятно, по той же причине. Можно отметить, что присоска согласуется по структуре, положению и функциям с присоской, обнаруженной у головастиков-амфибий, но она отличается как по положению, так и по структуре от своего дооралного аналога у детенышей *Acipenser*, *Amia* и *Lepidosteus*.

Рис. 308.— Гнездо *протоптеруса* из Гамбии. (От Budgett.)

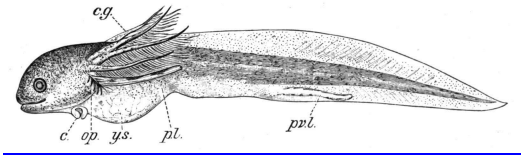


Рис. 309.—Личинка *протоптеруса* на семнадцатый день. *c*, цементный орган; *c.g*, кожные жабры; *op*, крышечная оболочка; *p.l*, грудная конечность; *pv.l*, тазовая конечность; *y.s.*, желточный мешок. (От Budgett.)

Месячная личинка во многом напоминает личинку тритона. У него есть четыре пары сосудистых перистых кожных жабр (рис. 309), которые сохраняются как остатки в течение длительного времени или даже на протяжении всей жизни, и две пары синхронно развитых конечностей. В качестве интересного примера ночного и защитного изменения окраски можно упомянуть то, что темные хроматофоры кожи личинки расширяются в дневное время, и молодь рыбы становится более темной по цвету и, следовательно, менее заметной на фоне черного ила или почвы. Ночью сокращение цветовых мешочков делает личинку более прозрачной и, вероятно, менее заметной, чем если бы она была непрозрачной. Начало

легочного дыхания совпадает с дегенерацией кожных жабр, которая происходит примерно через семь недель после отложения яиц и примерно через месяц после того, как личинки покидают гнездо. *Говорят, что протоптерус* достигает длины шести футов.

Парадоксальный лепидосирен,[607] вероятно, единственный вид рода, обитает в Южной Америке. Он встречается вдоль течения главной реки Амазонки, впадая в некоторые из ее более крупных притоков, таких как Укаяле, Мадейра, Рио-Негро и Тапахоз, а также в Бореальном Чако к западу от верховьев реки Парагвай. Родиной *лепидосирен* (или "Лолач", как туземцы называют Рыбу) в стране Чако являются широко раскинувшиеся болота и трясины, которые большую часть года почти задыхаются от буйной растительности, свойственной им самим, и покрыты плавающим ковром поверхностных водорослей, с местами более глубокой и чистой водой и медленными ручьями. В засушливый сезон количество воды постепенно сокращается, и болота в конце концов пересыхают. Обладая вялыми привычками, Рыба медленно извивается на дне болота, как Угорь, используя свои задние конечности неправильным двуногим способом, прокладывая себе путь сквозь густую сеть подводных растений. *Лепидозирен* не является исключительно плотоядным. Крупная пресноводная улитка, *Ampullaria*, которая в огромных количествах обитает в болотах, по-видимому, является ее любимой пищей; но также употребляются в пищу массы конфервидных водорослей, и на ранних стадиях развития, вероятно, Рыба скорее травоядна, чем плотоядна. Жакаре (*кайман sclerops*) питается *лепидосиреном*, и этот факт, а также, вероятно, каннибальские повадки самой Рыбы, могут объяснить поимку экземпляров с изуродованными хвостами и регенерированными разветвленными грудными конечностями. Как и другие живые дипневмонии, *Лепидосирен* поднимается на поверхность, чтобы дышать. Интервалы, однако, очень непостоянны и, без сомнения, зависят от относительной чистоты или загрязненности воды. Говорят, что и выдох, и вдох происходят через рот. Морда высовывается на поверхность, и существо испускает дух. После того, как его на мгновение убрали, голова снова высовывается, и вдох происходит через приоткрытые губы.

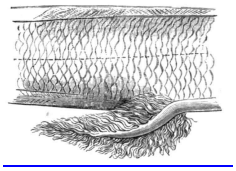


Рис. 310.Тазовая конечность самца *лепидозирена* в период размножения. (От Грэма Керра.)

Когда Рыба наконец тонет, несколько пузырьков избыточного воздуха выходят через жаберные щели. Наблюдалось ночное и защитное изменение окраски, подобное тому, которое описано у *Protopterus*, и хотя наиболее ярко оно проявляется у личинок, оно также встречается у особей более старшего возраста. Индейцы очень почитают мясо как пищу, они переходят вброд болота и протыкают Рыб копьями. В сезон дождей *лепидозирен* ненасытно питается, и в тканях накапливается запас жира. Как и ее африканский родственник, Рыба перестает питаться с приближением сухого сезона и в конце концов впадает в спячку на расширенном конце глубокой трубчатой норы, вход в которую заткнут небольшим комочком глины, пробитым несколькими круглыми отверстиями. При подъеме воды в следующий сезон дождей *лепидозирен* выталкивает пробку и вскоре выходит из своей норы.[608] Сезон размножения начинается вскоре после побега Рыбы. Яйца откладываются в гнездах в виде подземных нор, вырытых в черной торфяной почве на дне болота, со входом шириной около 4-5 дюймов. На глубине около фута нора проходит горизонтально, ее общая длина колеблется в пределах 2-5 футов. После того, как яйца отложены, самец остается их охранять. В период размножения тазовые конечности самца увеличиваются и покрываются обильным наростом из сильно сосудистых кроваво-красных нитей длиной 2-3 дюйма[609] (рис. 310). Использование этих любопытных структур неясно, но не исключено, что они действуют как дополнительные жабры, позволяющие самцу охранять яйца в гнезде, не будучи вынужденным подниматься на поверхность для вдоха воздуха. Развитие по существу аналогично развитию *протоптеруса*. Личинка (рис. 311) имеет четыре пары кожных жабр по отношению к первой, второй, третьей и четвертой жаберным дугам включительно, причем первые три пары являются гомологами кожных жабр хвостатой амфибии; а также цементный орган , который исчезает незадолго до личиночной метаморфозы. В этот период кровообращение в кожных жабрах становится вялым, и очень скоро эти органы полностью атрофируются. Примерно в то же время закрывается подъязычно-жаберная щель, как у *протоптеруса*. Молодой *лепидосирен* вскоре начинает дышать воздухом и становится более активным в своих привычках.[610] Взрослая особь может достигать длины четырех футов.

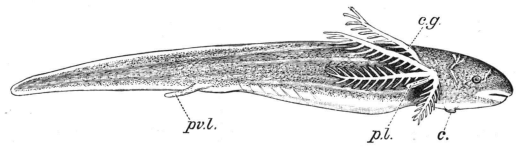


Рис. 311.—Личиночный *Лепидозирен* через тридцать дней после вылупления. *c*, цементный орган; *c.g*, кожные жабры; *p.l*, грудная конечность; *pv.l*, тазовая конечность. (От Грэма Керра.)

Отношения различных родов Dipneusti друг к другу обсуждались Долло в замечательно наводящей на размышления статье.[611] До публикации этого трактата обычно считалось, что современные Dipneusti, *Neoceratodus*, *Protopterus* и *лепидосирены*, особенно первые упомянутые, были самыми примитивными и более близкими родственниками предков, в то время как более старые виды, такие как *Dipterus*, рассматривались в свете узкоспециализированных ответвлений. Непрерывность срединных плавников, явно дифицерковый характер хвоста и полностью хрящевое состояние хондрокраниума у современных дипневмоидов контрастировали с разделенными срединными плавниками, гетероцеркальным хвостом и более сильно окостеневшим хондрокраниумом у палеозойских форм, и такое мнение казалось неизбежным. Долло показал, однако, что есть веские основания для мнения, что эволюция группы происходила в прямо противоположном направлении; что, на самом деле, более древние дипневры являются более архаичными, и что их современные представители произошли от них в результате последовательности регрессивных изменений; или, другими словами, последние имеют к первым почти такое же отношение, как выродившиеся осетровые и веслоногие рыбы к своим палеозойским предкам, Palaeoniscidae. Взяв *Dipterus*, самого древнего из всех известных Dipneusti, за отправную точку, можно выделить ряд родов, которые иллюстрируют эволюцию группы как по структуре, так и по палеонтологической последовательности.[612] Серия выглядит следующим образом:-*Dipterus*, *Scaumenacia*, *Phaneropleuron*, *Uronemus*, *Ceratodus* (*Neoceratodus*), *Протоптерус* и *Лепидосирен*. Вкратце, наиболее важными структурными изменениями, наблюдаемыми при переходе от более древних родов к современным, являются (*a*) постепенное объединение изолированных срединных плавников с образованием непрерывного плавника[613]; (*b*) замена гефироцеркального хвоста гетероцеркальным[613]; (*c*) вырождение чешуи чешуи, толстые ганоидные чешуйки более ранних типов заменяются тонкими неганоидными чешуйками; (*d*) уменьшение количества кожных костей черепа и потеря их первоначальной ганоидной оболочки; (*e*) подавление яремных пластинок; и (*f*) уменьшение размера крышечных костей. У последних двух родов серии, у которых специализация в некоторых отношениях и дегенерация в других достигли максимума, тело больше не сохраняет веретенообразную и более типично рыбообразную форму более старых родов, но, в соответствии с повадками угря и способом прогрессирования, приобрело более или менее угреподобную форму.[614] Парные плавники почти рудиментарные, в то время как чешуя, настолько глубоко утопленная в коже, что внешне невидима, позволяет предположить, что современные дипневмонии приближаются к угревому типу. окончательно без чешуи, а также до состояния полного отсутствия конечностей. Что касается происхождения Dipneusti как группы, представляется разумным искать их предков в раннедевонских кроссоптеригиях с остро лопастными плавниками или, с большей вероятностью, в каких-то еще более примитивных кроссоптеригиях с простыми зубами, не относящимися к ризодонтам, способными при слиянии образовывать массивные триторальные пластинки и, как следствие, приводящими к замене аутостильного первоначально гиостильного черепа и подавлению вторичной верхней челюсти. Фактически, когда наши знания о развитии сохранившихся дипневмоидов и кроссоптеригий станут более полными, не исключено, что включение двух серий рыб в подчиненные подразделения телеостоми окажется вполне оправданным. Родство дипневстов с земноводными несколько обманчиво, и кажется невероятным, что первая группа происходит по прямой линии от земноводных. По большинству своих структурных особенностей, прямо или отдаленно не связанных с дыханием воздухом, дипневмоиды являются настоящими рыбами, и поразительное сходство, которое они демонстрируют с амфибиями в сосудистой системе и легких, по-видимому, является скорее результатом физиологической конвергенции, связанной с адаптивными и параллельными

модификациями в структуре, а также из-за влияния сходной среды обитания, чем указывает на прямые родственные связи. С большим основанием можно сделать вывод, что и дипневмоид, и амфибия произошли от какого-то примитивного кроссоптеригиального предка с тенденцией к эластомерному поведению и впоследствии модифицировались в определенных отношениях по параллельным линиям.

ГЛАВА XX

ПРИЛОЖЕНИЕ К РЫБАМ: PALAEOSPONDYLIDAE—ОСТРАКОДЕРМЫ—ГЕТЕРОСТРАЦИИ—ОСТЕОСТРАЦИИ—АНАСПИДЫ—АНТИАРХИИ—АРТРОДИРЫ.

В этой главе предлагается рассмотреть некоторые ископаемые "Рыбы", которые из-за нашего незнания многого, что существенно для правильной оценки их истинных взаимоотношений, в настоящее время не могут быть отнесены ни к одной из признанных первичных групп рыб.

I. Palaeospondylidae.

Интересная маленькая окаменелость, *Palaeospondylus gunni*,[615] обнаруженная в нижнем слое Старого Красного песчаника Кейтнесса и впервые описанная Тракуэром, представляет собой кальцинированный эндоскелет удлиненного рыбоподобного организма длиной около дюйма или не более двух дюймов. Позвоночный столб состоит из ряда широких кальцинированных кольцеобразных центров, лишенных ребер, но обладающих нервными дугами и шипиками, а в каудальной области дополнительно - гемальными дугами и шипиками. Череп, о котором известна только вентральная поверхность, имеет полное основание черепа, расширенное сзади с боков периотическими капсулами, а спереди тем, что кажется выпуклыми обонятельными капсулами. Спереди череп оканчивается кольцом кальцинированных волосков. Позади черепа расположены две особые постзатылочные пластинки, по одной с каждой стороны переднего отдела позвоночного столба. Хвост, по-видимому, был снабжен окаймляющим хвостовым плавником, который поддерживался сзади длинными раздвоенными нервными шипиками, а ниже - гораздо более короткими гемальными шипиками. Нет никаких следов конечностей, поясов конечностей, челюстей или жаберных дуг, равно как и каких-либо свидетельств существования чешуи, зубчиков или других структур экзоскелета.

Палеоспондилус рассматривался как циклостома, и эта точка зрения в основном подтверждается сходством окруженного перистыми волосками отверстия на переднем конце черепа с непарным носовым или носогипофизарным отверстием и, возможно, некоторой долей достоверности из таких чисто негативных свидетельств, как очевидное отсутствие конечностей и каких-либо структур, сравнимых с челюстями. Но даже если допустить, что для такой точки зрения есть некоторые основания, несомненно, что *Palaeospondylus* получил гораздо более высокую степень специализации в определенных отношениях, чем любой из существующих Cyclostomata; наличие кальцинированных

центров позвонков и нервных дуг является убедительным доказательством этого.[616] *Palaeospondylus* также сравнивали с личиночным артродираном и с личиночным двулопастным.[617]

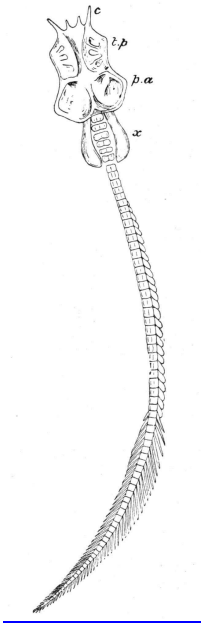


Рис. 312.—Восстановление *Palaeospondylus*. На рисунке показана вентральная поверхность черепа и боковой вид позвоночного столба. *c*, кальцинированные волосистые оболочки; *p.a*, слуховая капсула; *t.p.*, носовая капсула (?); *x*, заднезадочная пластинка. (От Паркера и Хасвелла, в честь Трэкуэра.)

II. Остракодерма.

Палеозойские рыбоподобные формы, которых, скорее для удобства, чем для выражения реального родства, было принято включать в эту группу, относятся к числу самых ранних черепных форм, о которых у нас есть какие-либо точные сведения. Из трех подчиненных групп или "Отрядов", на которые их обычно делили до сих пор, две, гетерострациевые и остеострациевые, могут, с некоторым основанием, рассматриваться как родственные формы, и хотя они характеризуются значительной специализацией по независимым признакам, все же есть некоторые свидетельства наличия связующих звеньев между ними. Организмы, составляющие третью группу, антиархии, стоят на совершенно иной основе, и в настоящее время нельзя сказать, что они каким-либо образом связаны либо с гетеростракциями, либо с остеостракциями, либо вообще с какими-либо другими Черепными черепами. Ассоциация остракодермных с Cyclostomata, вид, получивший более влиятельную поддержку, чем он того заслуживает, основана на предполагаемом отсутствии челюстей и парных плавников. Отсутствие челюстей, которые, если и имелись, то почти наверняка были хрящевыми, еще предстоит доказать, и даже в последней группе ни в коем случае нельзя быть уверенным, что они не обладают структурами, которые морфологически, если не функционально, являются настоящими челюстями. Также нет полной уверенности в том, что боковые доли некоторых остракодерм не являются ни грудными щитками, ни складками боковых плавников, не говоря уже о боковых придатках антиархий. И в ответ на эти возражения возникает еще одна трудность, заключающаяся в том, что нет абсолютно

никаких доказательств того, что остракодермы являются монориальными в том смысле, в каком этот термин применяется к Cyclostomata.[618] На этих основаниях казалось бы более соответствующим нашим нынешним знаниям рассматривать остракодермы как независимую группу, точное положение которой в системе еще предстоит определить, включая, однако, помимо общепринятых отрядов Heterostraci и Osteostraci, недавно основанный временный отряд Anaspida, но исключая Antiarchi как самостоятельную группу. отдельный и обособленный раздел; вместо того, чтобы выкристаллизоваться в определенную систему классификационных взглядов, которые являются либо чисто предположительными, либо совершенно неоправданными. Даже с учетом этого ограничения определить остракодермы отнюдь не просто, особенно если мы включим те замечательные акулоподобные формы из верхнесилурийских пород юга Шотландии, которые были так превосходно описаны в недавних классических мемуарах доктора Тракуэра. Как правило, голова и передняя часть тела расширены с боков и более или менее резко отделены от остальной части тела выступающими заднебоковыми углами. Экзоскелет, который демонстрирует необычайное разнообразие структуры в разных семействах, варьируется от однородного покрытия кожными зубчиками до состояния, при котором зубчики сливаются, образуя спереди очень характерный мозаичный или непрерывный дорсальный щит, в то время как сзади они заменяются почти типичным ромбическим плоскостопием. Хвост гетероцеркальный. Парные плавники у обыкновенных рыб отсутствуют. У некоторых остракодермий представляется вероятным, что жаберные щели открывались в общую жаберную камеру с каждой стороны с единственным наружным отверстием, но у других они могли быть вентральными. Эндоскелет, челюсти, зубной ряд и ноздри неизвестны.

Порядок I. Гетерострации.

Структуры экзоскелета состоят из дентина или похожей на него ткани, но никогда из настоящей кости. Орбиты расположены маргинально или латерально. За исключением хвостового плавника, срединных плавников нет.

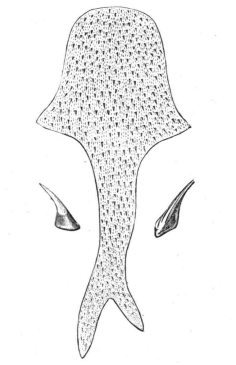


Рис. 313.— Восстановленные очертания *Lanarkia spinosa* в том положении, в котором она встречается в ископаемом виде, голова сплющена, а хвост закручен так, чтобы казаться в профиль. С каждой стороны показаны сильно увеличенные кожные зубчики. (От Traquair.)

Семейство 1. Coelolepidae.[619]—Голова и передняя часть тела уплощенные и расширенные, с выступающими лопастеобразными заднебоковыми лопастями, которые могут представлять

собой непрерывные боковые плавниковые складки или очень примитивный тип грудного плавника. Ничего не известно ни о рте, но он, должно быть, был брюшным, ни о положении орбит. Жаберные отверстия неизвестны, но поперечные отметины с каждой стороны передней части *язычного узла* могут указывать на наличие жаберного аппарата. Экзоскелет состоит из однородного покрова из полых заостренных шипов, лишенных базальной пластинки и открытых снизу (*ланаркия*); или из мелких, похожих на шагреневую кожу бугорков (*Телодус*). Бугорки или шипики состоят из дентина, покрытого ганоином. Из единственных двух известных родов, *Thelodus* является характерным родом верхнего силура из отложений Ладлоу и Даунтона в Ланаркшире. Отдельно стоящие чешуйки также известны в Верхнем силуре Англии. Один вид (*Th. pagei*) встречается в нижних слоях Старого Красного песчаника Форфаршира, а другой (*Th. tulensis*) - в верхнем девоне России. *Ланаркия* была найдена только в слоях Даунтона. Ни одна из целолепид не превышает четырнадцати-пятнадцати дюймов в длину.

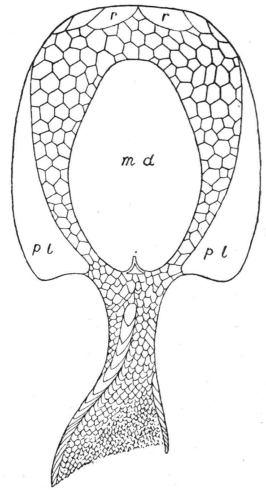


Рис. 314.— Восстановленный контур дорсальной поверхности *Drepanaspis gemündenensis*. Хвост виден в профиль. *m.d* - срединная спинная пластинка; *p.l* - заднебоковая пластинка; *r*- ростральные пластинки. (Из Тракера.)

Семейство 2. Drepanaspidae.—Это семейство[620] представляет собой интересный переход к более высокоспециализированным панцирным Pteraspidae. Голова и передняя часть туловища теперь образуют широкий продолговатый щит, закругленный спереди и резко отличающийся от хвоста заметными закругленными углами. Экзоскелет больше не однороден. В хвостовой области рассеянные шипики или шагреневые бугорки целолепидов трансформировались в бугорчатые четырехугольные чешуйки, которые далее дифференцируются вдоль дорсального и вентрального краев в гребневые чешуйки или fulcra; и из аналогичного источника в процессе базального слияния образуется ряд более крупных или меньших кожных пластинок как компоненты больших дорсальных или вентральных щитков. Спинной щиток (рис. 314) образован большой центральной пластинкой; заднебоковые части - двумя узкими серповидными пластинками; а передний край - рядом меньших ростральных пластинок. Между более крупными пластинами щит дополнен многочисленными маленькими многоугольными пластинами. Все пластины поверхностно орнаментированы маленькими звездчатыми бугорками. Брюшной каркас (рис. 315) аналогичен спинному. Большая ментальная пластинка образует задний край поперечного щелевидного рта, передняя граница которого определяется уже упомянутыми ростральными пластинками. Сбоку можно увидеть пару маленьких пластинок (*x*), каждая из

которых имеет небольшое отверстие и, вероятно, указывает на положение какого-то органа чувств. Кзади расположена большая срединная вентральная пластинка по отношению к паре передней и паре задних вентральных пластинок. Области между большими пластинами заполнены множеством маленьких многоугольных пластин. Возможно, что имеется по одному наружному жаберному отверстию с каждой стороны, вблизи заднебокового угла щитка и за задней вентролатеральной пластинкой. Единственным представителем семейства является *Drepanaspis gemündenensis*из нижнего девона Гемюндена в Рейнской Пруссии. Крупные экземпляры этого ископаемого, должно быть, превышали два фута в длину.

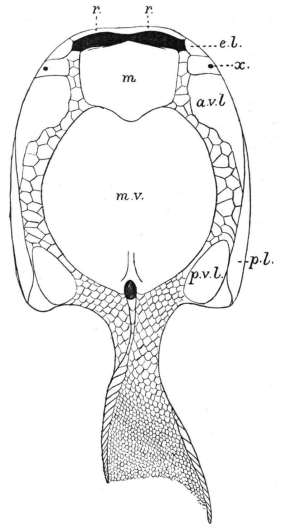


Рис. 315.—Вентральная поверхность *Drepanaspis* (хвост в профиль). *a.v.l*, передние вентролатеральные пластинки; *e.l*, наружная латеральная; *m*, ментальная пластинка; *m.v*, срединно-вентральная; *p.l*, заднебоковая; *p.v.l*, задняя вентролатеральная; *r*, ростральная; *x*, глазничная или сенсорная пластинка. Рот и предполагаемое отверстие клоаки обозначены черным. (От Traquair.)

Семейство 3. Псаммостеиды.К этому семейству относятся определенные кожные пластинки, встречающиеся в более или менее фрагментарном состоянии в Древних красных песчаниках и девонских формациях Великобритании и России. По размеру и форме, а также по звездчатым бугоркам они были сравнены со спинными, заднебоковыми и вентральными пластинками *Drepanaspis*. То, что *Psammosteus* находится в близком родстве с *Drepanaspis*, кажется несомненным, но в настоящее время два рода могут быть выделены в отдельные семейства.

Семейство 4. Pteraspidae.[621]—До недавнего включения трех предыдущих семейств Pteraspidae были единственными представителями Heterostraci. У наиболее известного рода, *Pteraspis*, наблюдается заметное сокращение числа составляющих пластинок панциря, и теперь их можно различить только семь (рис. 316): (*a*) большая задняя спинная пластинка, поддерживающая крепкий позвоночник; (*b*) коническая ростральная пластинка, покрывающая преорбитальную часть головы; (*c*) пара небольших краевых орбитальных пластинок, каждая с небольшим отверстием, вероятно, для глаза; (*d*) пара маленьких краевых орбитальных пластинок, каждая с небольшим отверстием, вероятно, для глаза.; (..... пара задних латеральных или роговичных пластинок, каждая из которых перфорирована большим косым отверстием, предположительно внешним

жаберным отверстием; и (*e*) большая вентральная пластинка. Вероятно, существует также небольшая срединная "теменная", или "шишковидная", пластинка с ямкой на внутренней поверхности, расположенная между ростральной и задней спинными пластинками. Внешне пластины имеют форму тонких гребней, которые своей мельчайшей структурой и зубчатыми свободными краями наводят на мысль о линейном ряде сросшихся зубчиков. Хвост, по-видимому, был покрыт усеченными ромбическими чешуйками. *Pteraspis* (Нижний старый красный песчаник Шотландии и Англии и нижний девон Галисии); *Cyathaspis* (Верхний силурийский и нижний старый красный песчаник), известный только по спинным и брюшным щиткам; и *Holaspis* (Нижний старый красный песчаник Монмутшира и верхний силурийский период Пенсильвании), являются единственными родами.

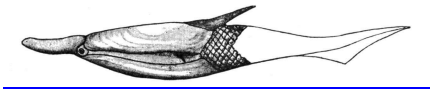


Рис. 316.— Восстановленный контур *Pteraspis rostrata*, вид сбоку. Чешуя на задней части хвоста отсутствует. (От Паркера и Хасвелла, в честь Смита Вудворда.)

Порядок II. Остеострациоз.

Соглашаясь с более специализированными гетеростракциями в разделении тела на переднюю часть панциря и свободную заднюю часть, покрытую ромбической чешуей, остеостракциды отличаются наличием кости как гистологического компонента твердых частей кожи; положением орбит, которые вместо того, чтобы быть маргинальными по положению, расположены близко друг к другу на спинной стороне панциря; и наличием срединного спинного плавника.

Семейство 1. Ateleaspidae.[622]—Общая форма тела во многом такая же, как у Coelolepidae, но экзоскелет состоит из многочисленных многоугольных бугорчатых пластинок перед заднебоковыми лопастями и скульптурных ромбических чешуек сзади. Пара серповидных отметин, расположенных близко друг к другу примерно в середине спинной поверхности головы, вероятно, указывают на внешние края глазничных впадин (рис. 317). Единственный известный в настоящее время вид (*Ateleaspis tessellata*) встречается в слоях даунтона.

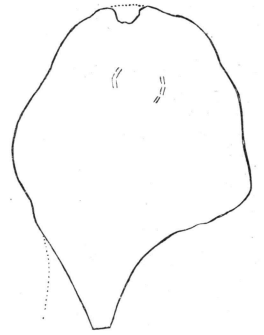


Рис. 317.— Общий набросок *Ateleaspis tessellata*. Обозначения в виде полумесяца указывают положение предполагаемых орбит. (От Traquair.)

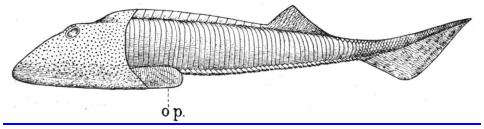


Рис. 318.—*Цефаласпис мурчисони*. Верхний силурийский и Нижний древний красный песчаник, *op*, Крышечка (?). (От Смита Вудворда.)

Семейство 2. Cephalaspidae.[623]—В этом семействе спинной щиток спереди закруглен, сверху сильно выгнут дугой, а его заднебоковые углы переходят в очень характерный роговик (рис. 318). Щит состоит из цельного куска, но поскольку внешняя поверхность украшена небольшими бугорками, расположенными в многоугольных областях, вероятно, что он был сформирован в результате базального слияния многочисленных примитивно различимых многоугольных пластинок (рис. 319, A). Между глазницами имеется отдельно обызвествленная, но неподвижная пластинка, имеющая полый выступ, вероятно, предназначенный для приема теменного органа. У некоторых родов некоторые передние спинные и вентральные чешуйки туловища сливаются в сплошную пластинку. Внутри заднелатерального роговика средний слой щитка продолжается назад в пару особых,похожих на щитки лопастей, которые по-разному интерпретировались как соответствующие боковым лопастям Coelolepidae, грудным плавникам или крышкам. Чешуя на туловище и хвосте ромбическая и усеченная; по бокам тела она удивительно высокая и узкая.

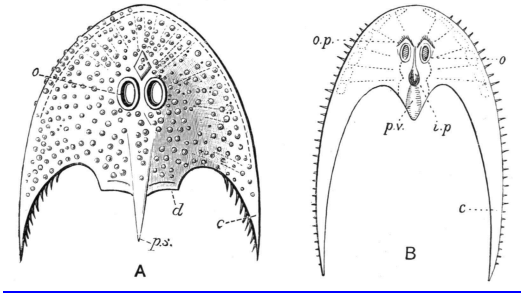


Рис. 319.— Спинной щиток *цефаласписа лайелли* (**A**) и общий набросок спинного щитка *Eukeraspis pustulifera* (**B**). *c*, заднелатеральный роговичный выступ; *d*, задний угол; *i.p*, межорбитальный выступ; *o*, орбита; *o.p*, орбитальный выступ; *p. s*, задний отдел позвоночника; *p.v*, заглазничная впадина. (Из Ланкестера.)

Самый известный род - *Cephalaspis*. Самые ранние останки найдены в плитняках Ладлоу. Род также представлен в пластах Ледберийского пролива, Нижнем Старом красном песчанике Шотландии, а также в верхнем и Нижнем девоне Канады. Большинство видов небольшого размера, но *C. magnifica*,[624] из плит Кейтнесса, самая крупная из всех головоногих, имеет щит длиной 8½ дюйма и шириной 12 дюймов в самой широкой части. *Auchenaspis* встречается в слоях Ладлоу Тайлстоунз и Ледбери Пассаж, а также в верхнем силуре острова Озель в Балтийском море. Другой род, *Didymaspis*, был найден в нижней части Старого Красного песчаника Ледбери.

Семейство 3. Trematáspidae.—Межорбитальная пластина свободна, и поэтому она часто теряется в окаменелостях. Несколько видов *трематасписов* встречаются в верхнем силуре острова Озель.

Что касается происхождения и взаимных связей различных семейств, составляющих Heterostraci, доктор Тракуэр с большой силой настаивал на том,[625], что они представляют собой естественную последовательность форм, начиная с организмов, происхождение которых от эласмобранчей чрезвычайно вероятно, и приводя к высокоспециализированным типам, которые, рассматриваемые сами по себе, обладают немногими данными, которые оправдывают какие-либо выводы относительно их происхождения или родства. Coelolepidae образуют отправную точку, и в свете их экзоскелета из кожных зубчиков их происхождение от какого-то примитивного прототипа Elasmobranch кажется разумным выводом.[626] От целолепид путь специализации от Drepanaspidae и Psammosteidae до Pteraspidae отмечен (i.) базальным срастанием изолированных зубчиков с образованием, сначала, многочисленных маленьких многоугольных пластинок, а затем более крупных и менее многочисленных пластинок, как составных элементов скелета. характерный спинной щит, в результате чего, однако, зубчики остальной части тела превращаются в ромбическую чешую; (ii.) путем модификаций "боковых лопастей плавников", которые могут закрываться развивающимся кожным панцирем (*например Drepanaspis*) или перестать быть узнаваемыми (*например Pteraspis*). Сходство Osteostraci очень неясно, и их включение с Heterostraci в ту же группу (остракодермы) до сих пор основывалось главным образом на таких негативных доказательствах, как предполагаемое отсутствие парных конечностей, челюстей и зубов; фактически, было подтверждено, что "нет абсолютно никаких оснований считать *Cephalaspis* родственными *Pteraspis*, кроме того, что два рода встречаются в одних и тех же породах".[627] Однако возможно, что в случае с *Ателеаписом* мы не можем найти никаких доказательств. имеют смежную форму, которая в какой-то мере сочетает в себе структурные особенности этих двух групп. Принадлежность этого уникального рода к Osteostraci подтверждается наличием костных лакун в его твердых частях кожи, что подтверждается явно спинным расположением орбит и наличием спинного плавника. С другой стороны, его близкое сходство с целолепидами в общем контуре тела с боковыми лопастями и вероятность того, что его мозаичный и бугорчатый головной щит образовался за счет сращения целолепидных зубчиков, по крайней мере, значимо для родства с более примитивными гетеростракциями. Мало что можно предположить о повадках этих древних "Рыб". Форма и региональные пропорции тела, которые в некоторых отношениях часто напоминают такие разнообразные организмы, как камчатский краб или лорикароидный костистый (такой как *липосарк*), наводят на мысль о пресмыкающемся, донном, вялом образе жизни, резко контрастирующем с более активными и хищными рыбами, появление которых совпадает с исчезновением остракодермы в конце девонского периода. Подобные привычки вполне могут быть связаны со значительной структурной дегенерацией, возможно, даже с потерей парных плавников, и, следовательно, не совсем невероятно, что остракодермы являются изгоями эласмобранксов, дегенеративной расы, которая искала безопасности в уединенной жизни и кольчугах.

Порядок III. Анаспида.

Эта группа была учреждена Traquair[628] для предварительного получения двух замечательных родов, которые из-за отсутствия точного знания гистологии их экзоскелетных структур в настоящее время не могут быть отнесены ни к Heterostraci, ни к Osteostraci и которым, как отмечает их первооткрыватель, не может быть найдено места в системе, если они не будут допущены к Остракодермии.

Семейство 1. Birkeniidae.—Тело веретенообразное, рыбообразное. Голова резко округлая, без черепного щитка. Хвостовой плавник двулопастный и гетероцеркальный - Срединный ряд чешуи с загнутыми шипиками, расположенными вдоль брюшной поверхности. Орбиты, челюсти, зубы, парные плавники и эндоскелет неизвестны.

У *Birkenia* (рис. 320) тело покрыто продольными рядами узких чешуек, расположенных косыми поперечными рядами, которые заменяются на голове гораздо меньшими, своеобразно расположенными веретенообразными щитками. Сбоку от задней части головы имеется косой ряд небольших отверстий, возможно, жаберных. Присутствует небольшой удаленный спинной плавник, окруженный чешуей туловища. *Birkenia elegans*, единственный известный вид, не превышает 3½ дюймов в длину. Меньше известно о втором роде, *Lasanius*, которого насчитывается два вида. За исключением ряда шипастых щитков в середине брюшка и ряда тонких, параллельных стержнеобразных структур, тело, по-видимому, было голым (рис. 321). Эти два рода принадлежат к замечательной серии ископаемых рыб из силурийских пород Ланаркшира. Редкая в серии Ладлоу, *биркения* на сегодняшний день является самой распространенной из рыб, обитающих в нижележащих слоях Даунтона. *Лазаний* приурочен к последнему горизонту. *Euphaneropsиз* верхнего девона Канады, вероятно, относится к этому семейству, но боковые жаберные отверстия неизвестны.[629]

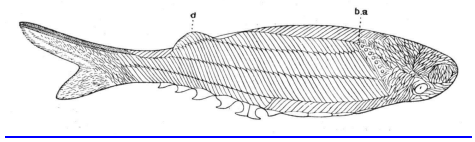


Рис. 320.— Восстановленный контур *Birkenia elegans* Traq., наполовину больше натурального размера. *b.a*, жаберное отверстие; *d*, спинной плавник. (Из Тракера.)

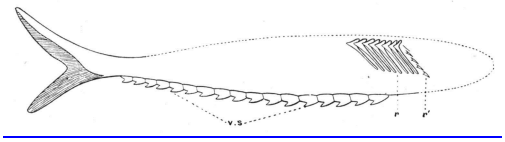


Рис. 321.— Восстановленный контур *Lasanius problematicus*, увеличенный, *r*, заднеголовные стержни; *r'*, ряд маленьких шиповидных щитков; *v.s*, срединно-вентральные шиповидные чешуйки. (Из Тракера.)

III. Антиархи.

Организмы, составляющие эту группу[630] напоминают остракодермы тем, что обладают хорошо развитым панцирем из костных пластинок и гетероцеркальным хвостом, а также многими чисто отрицательными чертами, характерными для последней группы.

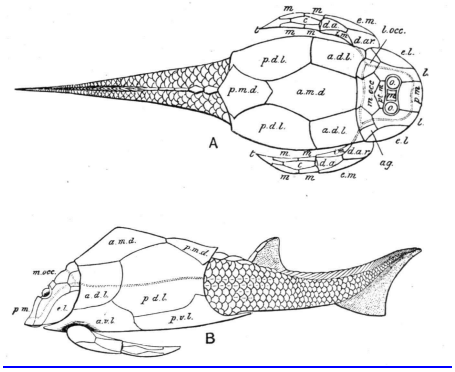


Рис. 322.— Восстановленные очертания *pterichthys milleri*. Верхний рисунок изображает вид сзади, а нижний - сбоку. Пунктирные линии указывают направление системы боковых линий. *a.d.l*, передне-дорсо-латеральный; *ag*, угловой; *a.m.d*, передний срединный отдел спины; *a.v.l*, передний вентролатеральный; *e.l*, экстралатеральный или крышечный; *l*, латеральный; *l.occ*, латеральный затылочный; *m*, срединная или межорбитальная пластинка; *m.occ*, срединная затылочная кость; *o*, орбита; *p.d.l*, задняя дорсо-латеральная кость; *p.m.*, премедианная; *p.m.d*, задняя медианная кость; *pt.m*, постмедианная; *p.v.l*, задняя вентролатеральная. - Пластинки, покрывающие конечности: *c*, центральная; *d.a*, задняя анкональная ; *d.ar*, дорсальный суставной; *e.m*, наружный краевой; *i.m*, внутренний краевой; *m.m*, маргинальные; *t*, терминальный. (Из Тракера.)

Замечательный спинной щит разделен на небольшую головную часть и гораздо большую заднюю часть, охватывающую большую часть туловища, обе они сильно выгнуты вверху и уплощены вентрально, с подвижным сочленением между ними. Головной щит образован многочисленными симметрично расположенными бугорчатыми пластинками, соединенными друг с другом швами и, как и другие структуры экзоскелета, содержащими костные лакуны (рис. 322).[631] Орбиты расположены близко друг к другу, около середины дорсальной поверхности, а между ними находится небольшая срединная межорбитальная пластинка с глубокой ямкой на внутренней поверхности, возможно, для теменного органа. Небольшая боковая пластинка (*e.l.*), очевидно свободная сзади, предполагает наличие крышечки. Определенно ничего не известно ни о челюстях, ни о ноздрях. Рот расположен сразу за передним краем головного щитка на вентральной поверхности, а перед ним расположены две пластинки, которые у *Bothriolepis canadensis* окаймлены по краям маленькими "зубчиками"; возможно, что эти пластинки представляют собой компоненты вторичной верхней челюсти. Спинной каркас туловища показан на рис. 322. Вентрально он завершается парой передних вентролатеральных пластинок и парой задних вентролатеральных пластинок с небольшой срединной пластинкой между двумя парами. Сочленяясь с передними вентролатеральными пластинками посредством сложного шарнирного соединения, имеется пара грудных придатков, совершенно не имеющих параллели ни у каких других позвоночных животных. Каждый придаток полностью заключен в многочисленные шовно соединенные пластины, и примерно на середине его длины имеется второй подвижный сустав. Придатки полые, и в их полостях, вероятно, находились мышцы, с помощью которых двигались конечности, а также кровеносные сосуды и нервы для их питания и иннервации. Система боковых линий нормального типа присутствует у *птерихтиса*, состоящая из боковой бороздки вдоль боковой стороны туловища, надорбитальных и инфраорбитальных борозд, а также пост-височных и инфраорбитальных спаек на голове. Свободная часть тела и хвост покрыты усеченной и мелко бугорчатой чешуей, которая образует точку опоры перед небольшим спинным плавником и позади него. Брюшных плавников нет. Хвостовой плавник гетероцеркальный.

Семейство 1. Asterolepidae.—Наиболее известными родами являются *Pterichthys* из Нижнего Олд-Ред-песчаника Шотландии и девона Эйфеля, и *Bothriolepis*, более широко распространенный род, который встречается в Верхнем Олд-Реде Шотландии и Шропшира, а также в Верхнем девоне России и Канады. Два других рода, *Asterolepis* и *Microbrachius*, также обнаружены в Старом Красном песчанике Шотландии.[632]

Помимо неопределенного и призрачного родства с остракодермами и, возможно, некоторых моментов сходства с артродирами, антиархи стоят особняком среди черепномозговых. Об их происхождении ничего не известно; никакие промежуточные формы не связывают их с какими-либо другими группами, а достигнутой ими высокой специализации достаточно, чтобы опровергнуть любую идею о том, что им "можно приписать какую-либо долю в эволюции рыб более поздних периодов".

IV. Артродира

Эта группа была создана для получения ряда замечательных панцирных рыб неопределенного происхождения, которые процветали в Европе в течение девонского периода и периода старого красного песчаника, а также в Северной Америке с девона до нижнего карбона. Головка (*например,* в *копчиковой кости*)[633] покрыта сзади серией срединных и латеральных симметрично расположенных бугорчатых пластинок (рис. 323). Две боковые пластинки имеют надрезы для орбит, а между ними находится межорбитальная пластинка, которая либо имеет углубление на внутренней поверхности, либо перфорирована открытой воронкой, как у *Dinichthys*, возможно, для теменного или шишковидного органа. Некоторые кости, мягко говоря, представляют некоторую аналогию с некоторыми кожными костями типичного костеостома, по-видимому, представляя такие элементы, как парные теменные и лобные кости, кожный мезетмоид и беззубые предчелюстные и максиллы (рис. 324, А). Как и у антиархов, передняя часть туловища также защищена броней: сверху дорсальным щитком, образованным срединными и боковыми пластинами, а снизу аналогичным по конструкции вентральным щитком (рис. 324, Б). Огромный сустав соединяет щитки головы и туловища: отсюда термин "Артродира" или "сустав-шея". Остальное тело голое.

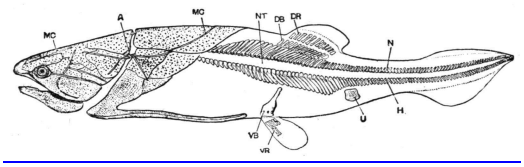


Рис. 323.—Восстановление *Coccosteus decipiens*. Старый Красный песчаник Шотландии. × ¼. *A*, сочленение головного и туловищного щитков; *DB* и *DR*, радиалы спинного плавника; *H*, гемальные дуги и шипы; *MC*, сенсорные каналы; *N*, нервные дуги и шипы; *NT*, хорда; *U*, срединная пластинка; *VB*, базиптеригий; *VR*, радиалии брюшного плавника. (От Паркера и Хасвелла, в честь Бэшфорда Дина и Смита Вудворда.)

Грудные плавники неизвестны, но брюшные плавники, каждый из которых поддерживается прочной базальной пластинкой или базиптеригиумом, и со следами радиальных линий,

присутствуют. Есть небольшой спинной плавник. О первичном строении черепа известно мало, но в туловище и хвосте очевидно , что имеются хорошо развитые и частично кальцинированные нервные и кровеносные дуги, связанные с устойчивой хордой. Возможно, что череп автостильный. Жаберные дуги неизвестны. Пара пластинок (рис. 324, А, *j*) в заднебоковых углах головного щитка, возможно, являются крышками. Зубы конические. Зубы на верхней челюсти поддерживаются двумя парами пластинок, вероятно, вомерными и небными. В нижней челюсти есть два ряда зубов, один спереди, рядом с симфизом, а другой сзади, поддерживаемые по одной кости в каждой ветви. Имеется хорошо развитая система боковых линий, о чем свидетельствуют поверхностные отметины на щитках головы и туловища.

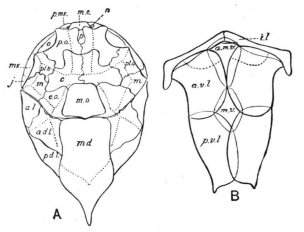


Рис. 324.Вид сзади головного и туловищного щитков *Coccosteus* (**A**); и вид вентральной части туловищного панциря (**B**). *a.d.l*, передний дорсо—латеральный; *a.l*, переднебоковой; *a.m.v.*, передний срединный вентральный; *a.v.l.*, передний вентролатеральный; *c*, центральный; *e.o*, наружный затылочный; *i.l*, внутренний латеральный; *j*, скуловая кость; *m*, краевой; *m.d*, срединный спинной; *m.e*, кожный мезетмовидный; *m.o*, срединный затылочный; *m.v*, срединный вентральный; *mx*, верхняя челюсть; *n*, носовое отверстие; *o*, глазница; *p*, шишковидная пластинка; *p.d.l*, задняя дорсо-латеральная; *p.mx*, премаксилла; *p.o*, преорбитальный; *pt.o*, посторбитальный; *p.v.l*, задний вентролатеральный. (Из Тракера.)

Семейство 1. Coccosteidae.—*Coccosteus* встречается в девоне Европы и Северной Америки и включает виды относительно небольшого размера, не превышающие полуметра в длину. *C. decipiens*, наиболее известный вид, является характерным ископаемым в Старом красном песчанике Шотландии. *Phlyctaenaspis*[634] встречается в нижнем девоне Канады, Англии и Польши. Более крупный артродиран с тонкими беззубыми челюстями, *Homosteus*,[635] встречается в Нижнем древнем красном песчанике Севера Шотландии, а также в девоне Германии и России. Артродиры Старого Света, однако, должны уступать обитателям Нового Света по разнообразию размеров и форм, а также по характеру их зубных рядов.[636] Некоторые из североамериканских родов (*например, Dinichthys*), вероятно, достигали длины десяти футов или даже, как у *Titanichthys*, гораздо большего размера. Некоторые из них имеют веретенообразную форму, но *милостома* уплощенная и лучеобразная, и, судя по зубному ряду, их питание и привычки, должно быть, были столь же разнообразными. *Милостома* имеет триторальные пластинки, мало чем отличающиеся от таковых у *неоцератодусов* или *химер*. У других зубы одиночные, конические или заостренные; у *титанихтиса* передние зубы на обеих челюстях имеют клювообразную форму. Весьма вероятно, что *Titanichthys*, *Mylostoma*и, возможно, другие роды являются типами отдельных семейств.

Артродиры считались бронированными дипневмоидами, и это мнение в основном основано на их предполагаемом аутостилизме и природе зубных рядов. Но этот аутостилизм еще предстоит проверить, и, если он будет доказан, не следует забывать о возможности того, что он может быть вторичным признаком, связанным с эволюцией своеобразного зубного ряда. Гораздо больше можно сказать в пользу их притязаний на то, чтобы считаться высокоспециализированной расой примитивных телеостоми. Помимо хорошо развитой нижней челюсти, известны кости, сопоставимые с элементами вторичной верхней челюсти, и в целом расположение костей крыши черепа и расположение эндоскелетных элементов брюшных плавников, как правило, соответствуют нормальному типу костеостомы. Фактически, доктор Тракер выразил мнение, что артродирами являются телеостоми и актиноптеригии.[637]

КОСТИСТЫЕ
(СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ)

Автор:

Г. А. БУЛЕНДЖЕР, Ф.Р.С., В.П.З.С.

Из Британского музея естественной истории

ГЛАВА XXI

КОСТИСТЫЕ: ОБЩИЕ ПРИЗНАКИ—MALACOPTERYGII—OSTARIOPHYSI

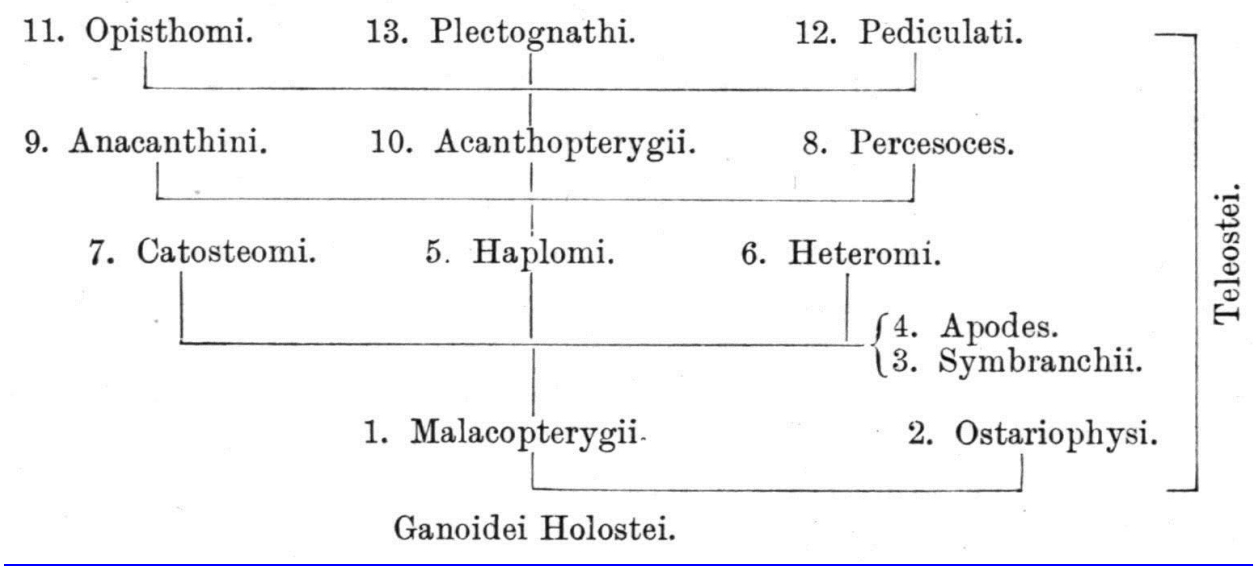
Порядок IV. Костеносные.[638]

Как указывалось выше (стр. 495), голостейные ганоиды очень постепенно переходят в костистые, низшие группы которых, по-видимому, произошли непосредственно от них. Точное определение отряда костистых по сравнению с ганоидным отрядом Holostei представляет некоторую трудность. Наиболее важным признаком, по-видимому, является наличие окостеневшей надзатылочной кости.[639] Остатки примитивных признаков, такие как ганоидные чешуйки, опора, зачатки селезеночной кости, спиральный клапан кишечника, многоклапанный артериальный конус, все еще встречаются у некоторых низших костистых, но уже не в той комбинации, которая служит для определения предыдущего порядка. Хотя *Альбула* является исключительной среди всех костистых благодаря наличию двух поперечных рядов клапанов артериальной луковицы вместо одного, ни у одного ганоида их не меньше трех.

Первые останки костистых встречаются редко в Верхнем Триасе, и только после того, как мы достигнем верхнего мела, они приобретают преобладание над другими костистыми; в то время как в верхнем эоцене они уже достигли развития и разнообразия типов, сопоставимых с их нынешним состоянием. Из примерно 12 000 хорошо известных видов рыб, которые, как известно, существуют на сегодняшний день, около 11 500 принадлежат к этому отряду. Классификация такого множества форм, конечно, представляет большую трудность и дает простор для большого расхождения во мнениях среди тех, кто пытался разобраться в этом предмете. В настоящее время признано, что изучение скелета дает наиболее надежное руководство по естественному расположению семейств и высших подразделений. Многое было сделано в этой области Коупом, Гиллом, Сейджмелом, А. С. Вудвордом, Джорданом и его учениками; но остеология многих важных типов все еще остается неизвестной. В течение нескольких лет в Британском музее было подготовлено большое количество скелетов с целью разрешения открытых вопросов, и этот материал позволил мне составить схему классификации, которая, какими бы ее недостатками она ни была, и какой бы предварительной она ни была, я уверен, в целом является улучшением тех, что были предложены до сих пор, и особенно той, которая обычно используется в этой

стране. Последнее было в значительной степени основано на физиологических принципах; настоящее претендует на то, чтобы быть филогенетическим. При его подготовке я извлек большую пользу из трудов цитированных выше авторов, но в каждом случае старался проверять их утверждения на большем количестве остеологического материала, чем, по-видимому, было у них в распоряжении. Я также воспользовался критикой по многим пунктам моего молодого коллеги, мистера К. Тейта Ригана, который сам пытался разрешить некоторые важные вопросы классификации.[640]

Отряд Костистые делится на тринадцать подотрядов, вероятные связи между которыми выражены на следующей диаграмме:-



В классификации Гюнтера, которая широко использовалась в этой стране в течение последних тридцати лет, костистые были разделены на шесть основных групп порядкового значения: I. Acanthopterygii; II. Acanthopterygii Pharyngognathi; III. Anacanthini; IV. Physostomi; V. Lophobranchii; VI. Plectognathi. Группа I. соответствует подпорядку 6 (часть), 7 (часть), 8 (часть), 10 (часть), 11 и 12 настоящей работы; Группа II. Подпорядку 10 (часть); Группа III. к подразделам 9 и 10 (часть); Группа IV. к подпорядку 1, 2, 3, 4, 5, 6 (часть) и 8 (часть); Группа V. к подпорядку 7 (часть); и группа VI. к подпорядку 13.

Подотряд 1. Малакоптеригии.

Воздушный пузырь, если таковой имеется, сообщается с пищеварительным трактом протоком. Верхняя губа хорошо развита. Грудная дуга подвешена к черепу; присутствует мезокоракоидная дуга.[641] Плавники без шипов, брюшные органы брюшные, если они есть. Передние позвонки отчетливые, без вебериевых косточек.

Этот подотряд, который соответствует изоспондилиям и сцифофориям Коупа и части изоспондилий А. С. Вудворда, охватывает наиболее обобщенные костистые и тесно связан с ганоидами ископаемыми формами, которые находятся в основании ряда семейств. Физиостомическое состояние воздушного пузыря, соединение грудной дуги с черепом, наличие мезокоракоидной дуги, обратное расположение многолучевых брюшных плавников, нормальное состояние передних позвонков, отсутствие настоящих шипов на плавниках и отделение надзатылочной кости от лобных костей теменными костями являются примитивными признаками, которые среди костистых встречаются в сочетании только в некоторых семействах этого подотряда. Мезокоракоидная дуга сохраняется у остариофиз, которые отличаются заметно измененным состоянием передних позвонков, но она исчезает у всех других костистых костей, которые постепенно приобретают более переднее положение брюшных плавников и уменьшение числа их лучей, развивают шипы в вертикальных плавниках и теряют сообщение воздушного пузыря с внешней средой.

Малакоптеригии могут быть разделены на двадцать одно семейство, характеристики которых представлены в следующем кратком обзоре:-

I. Плавники окаймлены опорой или чешуйками, покрытыми ганоином; хорда обычно проходит через позвонки.

Центр позвоночника не более колец; плавники с опорой; чешуя ромбическая, соединена стержневидно-гнездовыми соединениями ..... 1. *Pholidophoridae*.†

Центр позвоночника не более колец; плавники с опорой; чешуя циклоидальная ..... 2. *Archaeomaenidae*.†

Центральная часть позвонка полная или с мелкой перфорацией; плавники с опорой; чешуя циклоидальная ..... 3. *Oligopleuridae*.†

Центральная часть позвонка почти целая, но с перфорацией; опоры отсутствуют; чешуя циклоидная ..... 4. *Leptolepididae*.†

II. Плавники без опоры; чешуя без ганоина; центральная часть позвоночника цела.

A. Надзатылочный отделен от лобных костей теменными костями или верхней поверхностью черепа; жировой отросток отсутствует.

1. Брюшные плавники с 10-16 лучами.

Межзубная кость; парасфеноид узкий ..... 5. *Elopidae*.

Межзубная кость отсутствует; парасфеноид очень широкий ..... 6. *Альбулиды*.

2. Брюшные мышцы с не более чем 7 лучами.

а. Надвисочная часть очень крупная, пластинообразная.

Верхнечелюстная кость одиночная, ее задняя оконечность свободна от верхнечелюстной кости; симплектика отсутствует; основание черепа простое ..... 7. *Mormyridae*.

Верхнечелюстные кости парные, их задняя оконечность прочно прикреплена к верхней челюсти; симплексия присутствует; основание черепа двойное ..... 8. *Hyodontidae*.

б. Надвисочный небольшой; верхняя челюсть прочно прикреплена к задней оконечности верхней челюсти.

Верхнечелюстные кости парные; большие отверстия с каждой стороны черепа, между заднелобными и чешуйчатыми; основание черепа двойное; подглазничная кость отсутствует; ребра сидячие ..... 9. *Notopteridae*.

Верхнечелюстная кость парная; основание черепа простое; подглазничная кость редуцирована; ребра расположены на парапофизах ..... 10. *Остеоглоссиды*.

Верхнечелюстная кость одиночная; основание черепа простое; подглазничная кость и межчелюстная кость отсутствуют; ребра вставлены на парапофизах ..... 11. *Pantodontidae*.

с. Надвисочная кость маленькая; верхнечелюстная челюсть подвижная; ребра сидячие; брюшные плавники ниже грудных мышц ..... 12. *Ctenothrissidae*.†

В. Надзатылочные отделяющие темени, или присутствует жировой плавник.

1. Межлопаточная кость огромная; симплектическая отсутствует; основание черепа простое ..... 13. *Phractolaemidae*.

2. Межреберье в норме; симплектика присутствует; основание черепа двойное.

а. Зубы в гнездах; верхняя челюсть прочно прикреплена к предчелюстной. Выявлена симплектика ..... 14. *Saurodontidae*.†

б. Зубы не в гнездах.

Симплектика, скрытая между квадратной и подъязычной челюстями ..... 15. *Хироцентриды*.

Постключица с внешней стороны ключицы; жирового отростка нет ..... 16. *Clupeidae*.

Постключица на внутренней стороне ключицы; жировой спинной плавник ..... 17. *Лососевые*.

Ключица отсутствует; жировой плавник отсутствует ..... 18. *Alepocephalidae*.

3. Межреберье нормальное; основание черепа простое.

Верхнечелюстная кость крупная, зубчатая; верхнечелюстные позвонки без четко выраженных парапофизов; чешуя циклоидальная или отсутствует; жировой спинной плавник присутствует или отсутствует ..... 19. *Стомиатидные*.

Рот маленький, беззубый; позвонки с мощными парапофизами; голова и тело покрыты колючими чешуйками ..... 20. *Гоноринхиды*.

Рот маленький, беззубый; симптомов нет; голова и тело голые ..... 21. *Cromeriidae*.

† Этот знак указывает на то, что группа представлена только ископаемыми формами.

Семейство 1. Pholidophoridae.— Край верхней челюсти образован предчелюстными и верхнечелюстными костями, последние крупные и неплотно прикрепленные; зубы мелкие и конические. Теменные кости отделяют надзатылочную кость от лобной; оперкулярные кости хорошо развиты. Центр позвонка никогда не выступал за пределы кольцеобразной стадии; ребра тонкие; нет сросшихся или расширенных кровеносных дуг у основания хвоста; отсутствуют эпиплевральные или эпиневральные извилины. Опора плавника присутствует, но обычно небольшая; спинной и анальный плавники маленькие, первые выше или позади брюшных плавников, которые маленькие или могут отсутствовать. Чешуя ганоидная, ромбическая, по бокам соединена стержневидно-гнездовыми соединениями.

Это семейство, которое, как мне кажется, связано с Dapediidae, А. С. Вудворд предварительно поместил сюда из-за его сходства с Leptolepididae, но пока не совсем ясно, была ли нижняя челюсть лишена селезеночных и венечных элементов, в то время как кости у основания грудного плавника до сих пор не наблюдались. Основными родами являются *Pholidophorus*, обитающие от Верхнего Триаса до Пурбека; *Thoracopterus*, обитающий в Верхнем Триасе; и *Pleuropholis*, обитающий в верхней юре. Виды *Pholidophorus* очень многочисленны в юрский

период, и Вудворд заметил, что чешуя более поздних видов более искусно орнаментирована, чем у более ранних.

Семейство 2. Archaeomaenidae.—Отличается от предыдущего тонкой циклоидной чешуей. Вдоль спинной и вентральной линий присутствуют заметные тупые гребневидные чешуйки. *Археомены*из юрского периода (?) Нового Южного Уэльса.

Семейство 3. Oligopleuridae.—Признаки как у Pholidophoridae, но чешуя циклоидная, а позвонки полностью или почти полностью окостеневшие.

Oligopleurus из юрского периода Англии и Франции; *Oenoscopus* из юрского и мелового периодов Франции, Германии и Италии; и *Spathiurus*из мелового периода горы Ливан и Далмации.

Семейство 4. Leptolepididae.Верхнечелюстные кости очень маленькие; верхнечелюстные кости большие, неплотно прикрепленные; зубы мелкие и конической формы. Теменные кости, отделяющие надзатылочную кость от лобной; оперкулярные кости хорошо развиты. Центральная часть позвонка хорошо окостенела, но всегда пронизана хордой; ребра тонкие; эпиплевральные позвонки присутствуют; у основания хвостового плавника отсутствуют сросшиеся или расширенные гемальные дуги. Спинной и анальный плавники маленькие, первый выше или позади брюшных. Брюшные плавники с 5-10 лучами. Чешуйки тонкие, циклоидальные, с глубокими бороздками, обычно покрытые ганоином в открытой части.

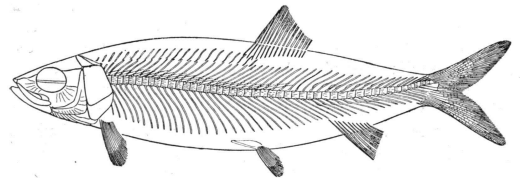


Рис. 325.—*Лептолеп дубиус*. (Реставрация скелета А. С. Вудвордом.)

Leptolepis с многочисленными видами из юрского и мелового периодов Европы и Нового Южного Уэльса; *Vidalia*, юрский период Франции; *Aethalion*, юрский период Баварии; *Thrissops*, юрский и меловой периоды Европы; и *Lycoptera*, юрский период Азии.

Семейство 5. Elopidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя более развита и подвижно сочленяется над первой до решетчатой кости. Теменные кости соприкасаются позади лобных костей; оперкулярные кости хорошо развиты. Основание черепа двойное. Костная межъязычная или подъязычная пластинка. Челюсти, небные, крыловидные, сошниковидные, парасфеноидные, глоссогиальные и глоточные зубы. Ребра в основном сидячие, расположены очень низко, позади парапофизов; эпинейральные мышцы похожи на ребра, но направлены вверх. Грудные мышцы опущены низко, складываются, как брюшные. Задне-височный раздвоенный, верхняя ветвь прикреплена к надключице, нижняя - к опистозу;

заднеключица маленькая; лопаточное отверстие в лопатке; крыловидные кости хорошо развиты, три из них соприкасаются с клювовидным отростком. Брюшные органы с 10-16 лучами. Жабрно-подушечные лучи очень многочисленны (более 20). Воздушный пузырь большой.

Это семейство в изобилии представлено в меловой период родами *Osmeroides* и *Elopopsis*, а с нижнего эоцена до наших дней - *Elops* и *Megalops*. *Elops saurus* - красивая удлиненная серебристая рыба, обитающая во всех теплых и тропических морях; детеныши имеют лентовидную форму, как у *альбулы*. Второй вид, *E. lacerta*, обитает на Западном побережье Африки, попадая в реки. *Мегалопсы*, отличающиеся более крупной чешуей, отсутствием псевдобранхий и любопытным удлинением последнего луча спинного плавника, включают хорошо известного тарпона *M. atlanticus* и индийского *M. cyprinoides*. Тарпон встречается от юго-восточных побережий Северной Америки и Вест-Индии до Бразилии и достигает длины 6 футов и веса 110 фунтов. Она часто выпрыгивает из воды на манер Серой кефали, и ее погоня за попавшейся на крючок становится отличным развлечением, поскольку приземление столь активного гиганта сопряжено с большими трудностями. Его удивительно крупные чешуйки, более двух дюймов в диаметре, высоко ценятся за необычные работы во флоридских магазинах диковинок.

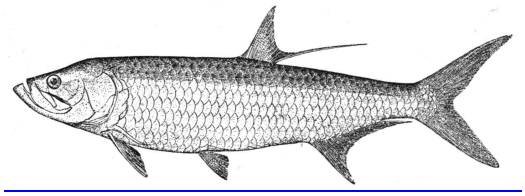


Рис. 326.—Тарпон, *Megalops atlanticus*, сильно уменьшенный. (В честь Гуда.)

Семейство 6. Albulidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя подвижно сочленяется над первой к решетчатой кости. Теменные кости, отделяющие надзатылочную кость от лобной; подглазничная кость большая; межглазничная кость маленькая и полностью или почти полностью скрыта под передней. Основание черепа двойное. Верхнечелюстные, нижняя челюсть, сошник, небные, крыловидные, парасфеноидные, языкоглоточные и глоточные кости зубчатые. Ребра сидячие, расположены позади и несколько ниже небольших парапофизов, которые отсутствуют или просто обозначены на передних позвонках, и постепенно увеличиваются в размерах по направлению к каудальной области; эти парапофизы, а также нервные и гемальные дуги являются аутогенными костями; эпиневральные, без эпиплевральных. Грудные мышцы опущены низко, складываются подобно брюшным. Пост-височный тройчатый, верхняя ветвь прикреплена к эпиотическому, средняя - к чешуйчатому, нижняя - к опистозному; постключица большая (сформирована из трех частей); лопаточное отверстие между лопаткой и ключицей; крыловидные кости хорошо развиты, две соприкасаются с клювовидным отростком. Брюшные органы с 10-14 лучами. Жабрно-подушечные лучи от 6 до 14. Воздушный пузырь большой, не сообщается с ухом.

Удлиненные веретенообразные рыбы, покрытые крупной серебристой чешуей, образующей правильные продольные ряды; голова голая; рот довольно маленький, с толстыми губами; жаберные отверстия широкие. Спинной плавник начинается перед брюшным; анальный короткий; хвостовой хорошо развит, раздвоенный.

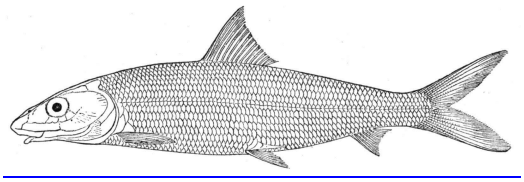


Рис. 327.—*Albula conorhynchus*. ¼ натр. размер.

Вид этого семейства, *Albula* или *Butirinus*, примечателен среди костистых тем, что обладает зачатком артериального конуса, ведущего к сердцу, снабженного двумя рядами клапанов.[642] Единственный его вид обитает во всех теплых и тропических морях. Профессор Гилберт установил, что молодь проходит через метаморфозу, аналогичную метаморфозе угрей. "Лептоцефалид", описанный Каупом как *Esunculus*, вероятно, является личинкой *Альбулы*.

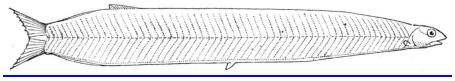


Рис. 328.—Личинка *Albula conorhynchus*. (В честь Гилберта.)

Глубоководный японский *птеротрисс* (*Батитрисса*) должен быть отнесен к этому семейству; его скелет очень похож на скелет *альбулы*. Он отличается удлиненным спинным плавником, наличием мелких зубов на верхнечелюстной кости и небольшим количеством жаброногих лучей (6 вместо 12-14).

Альбула представлена в эоцене (лондонская глина и брюссельский период); считается, что *истиус* и *аногмий* мелового периода, возможно, связаны с *птеротриссами*. Четыре меловых вида (*Plethodus*, *Thryptodus*, *Syntegmodus* и *Ancylostylus*) с сомнением относят к Albulidae.

Семья 7. Mormyridae.— Край верхней челюсти, образованный единственной предчелюстной и верхнечелюстными костями, последняя сочленяется над первой с решетчатой костью. Теменные кости, отделяющие надзатылочную кость от лобной; большое отверстие с каждой стороны черепа, между чешуйчатой, надбровной и опистозной костями, закрытое большой тонкой костной пластинкой (надвисочной), которая может простираться над частью теменной кости; симплектика отсутствует; подглазничная кость маленькая и скрыта под крышечной косточкой или отсутствует; межлопаточная кость хорошо развита. Основание черепа простое. Глоточных зубов нет. Крышечные кости скрыты под кожей; жаберные щели узкие. Передние ребра сидячие; эпиневральные, без эпиплевральных. Грудные направлены вверх. Брюшные с 6 или 7 лучами. Воздушный пузырь, сообщающийся с ухом.

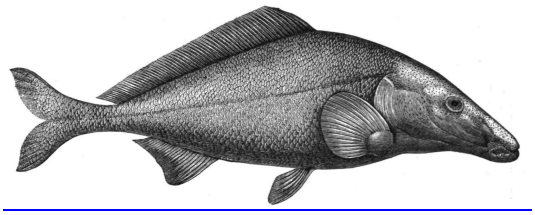


Рис. 329.—*Mormyrus caballus*. ⅕ нат. размер.

Любопытные на вид рыбы, очень разнообразные по форме головы и тела, а также по размерам плавников. Рот часто очень маленький; зубов в челюстях обычно мало; зубы обычно присутствуют на парасфеноиде, выступающем против аналогичного пятна на глоссогиале; глаз прикрыт кожей, иногда очень нечеткий; чешуя мелкая, циклоидная; жаброногих лучей 4-8. Спинной и анальный плавники могут быть развиты почти одинаково (*Genyomyrus*, *Gnathonemus*); или первый (*Mormyrus*) или второй (*Hyperopisus*) в несколько раз длиннее. *Гимнархус*, аподальный, в форме угря, лишен хвостового плавника, отсутствует анальный плавник, спинной простирается по всему телу. Некоторые виды *мормиропсов* показывают, как форма, подобная *гимнарху*, могла развиться из более типично сформированной рыбы. Нет ничего более поразительного, чем различия в форме морды в пределах одного и того же рода, а названия, данные некоторым видам (*ovis*, *caballus*, *elephas*, *tamandua*, *numenius*, *ibis*), наводят на мысль о сходстве с головами различных животных.

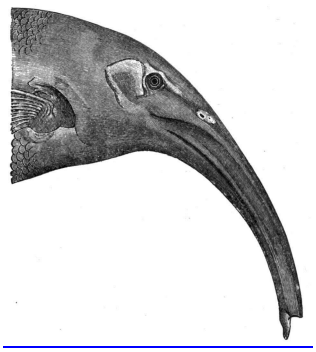


Рис. 330.Голова *Gnathonemus curvirostris*.

Рис. 331.Голова *Gnathonemus numenius*.

Мормириды в высшей степени примечательны огромным развитием мозга, вес которого составляет от 1,52 до 1,82 от общего объема, что не имеет аналогов среди низших позвоночных; и проблемным органом, который его венчает; также они принадлежат к числу немногих рыб, у которых был обнаружен электрический орган. Органы, расположенные по

обе стороны от хвостовой области, являются производными от мышечной системы и обладают слабой мощностью, как установили Бабучин и Фрич; долгое время они считались "псевдоэлектрическими". Естественное родство этого семейства, по-видимому, с Albulidae, и нет ничего, что оправдывало бы термин "Нильхехте" (нильская щука), которым их наградили немецкие авторы. Девяносто три вида известны из пресных вод Африки к северу от Тропика Козерога и могут быть отнесены к двум подсемействам и десяти родам[643]:-

(i.) MORMYRINAE, с зубами на парасфеноиде и языке, с брюшным, анальным и хвостовым плавниками и простым воздушным пузырем; позвонков 37-64; своеобразные (геммингеровские) линейные кости, без известных гомологов, вдоль каждой стороны хвоста, над и под электрическим органом; лопаточное отверстие в лопатке или между лопаткой и клювовидной костью. *Мормиропсы, Петроцефалы, Исихтисы, Маркузениусы, Стоматорины, Миомирусы, Гнатонемы, Гениомирусы, Мормирусы*.

(ii.) GYMNARCHINAE, без зубов на парасфеноиде и языка, без брюшного, анального или хвостового плавников и с ячеистым воздушным пузырем; позвонков около 120; геммингеровы кости отсутствуют; лопаточное отверстие в клювовидной кости. *Гимнарх*.

Ископаемые мормириды неизвестны.

Почитаемые древними египтянами мормиры Нила часто изображаются на иероглифах и настенных росписях, а также на бронзовых моделях. О повадках этих Рыб известно очень мало. Профессор Г. Фрич из Берлина во время своего пребывания в Египте с целью экспериментов на электрических рыбках заметил, что они очень быстро погибают, когда их вынимают из реки, и ему было очень трудно поддерживать некоторых живыми в аквариуме в течение двух-трех дней. Виды со сравнительно большими ртами (*Mormyrops*, *Gymnarchus*) питаются в основном рыбой и ракообразными, остальные - мелкими животными, растениями и более или менее разложившимися веществами. Делез из Конго обнаружил, что многих привлекает берег реки по соседству с человеческими жилищами, где они питаются отбросами, выбрасываемыми в воду. Вполне вероятно, что виды с трибуной используют ее для добычи мелкой добычи, спрятанной между камнями или зарытой в грязь, и что мясистый ментальный придаток, которым снабжены многие, является органом осязания, компенсирующим несовершенство зрения при поиске пищи. У небольшого мормирида из Конго (*Stomatorhinus microps*) глаза настолько уменьшены, а кожа настолько слабо пигментирована, что производит впечатление пещерной рыбы. До недавнего времени абсолютно ничего не было известно о привычках размножения и развитии этого важного семейства. Покойному Дж. С. Баджетту мы обязаны несколькими очень интересными наблюдениями, сделанными в Гамбии над *Gymnarchus niloticus*.[644] Рыба строит плавучее гнездо, появляющееся с трех сторон, за которым самец яростно следит; недавно вылупившиеся личинки примечательны огромным размером желточного мешка, который свисает вниз, действуя как своего рода якорь, и наличием длинных внешних жаберных нитей, как у эмбрионов селахии. Рыба продвигает себя по воде исключительно за счет действия своего спинного плавника, с одинаковой легкостью вперед и назад; можно видеть, что при быстром плавании задом наперед она использует конец своего хвоста как щупальце, указывающее путь. Баджетт также идентифицировал, с некоторыми сомнениями, яйца *Hyperopisus bebe*, из которых появились эмбрионы, мало чем отличающиеся от эмбрионов некоторых бесхвостых батрахий, которые подвешивались к корешкам травы на болотах с помощью нитей вязкой слизи, выделяемой железами на макушке головы.

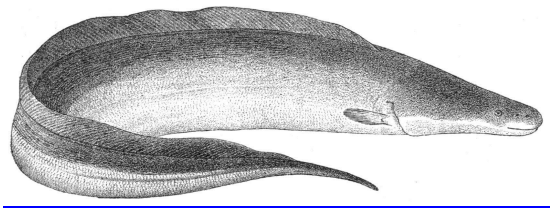


Рис. 332.—*Гимнархус нилотикус*. ¼ натр. размер.

Семейство 8. Hyodontidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя более развита и прочно соединена с концом первой. Теменные кости, отделяющие надзатылочную кость от лобной; большое отверстие с каждой стороны черепа, между теменной, плоской и надчревной (околозатылочной) костями, закрытое большой тонкой костной пластинкой (надвисочной), которая простирается на большую часть теменной кости; подглазничная и межглазничная кости маленькие, последняя частично скрыта под теменной косточкой. Основание черепа двойное. Челюсти, небные кости, крыловидные отростки, сошник, парасфеноид и языкогиал зубчатые; глоточных зубов нет. Ребра сидячие, расположены выше и позади хорошо развитых парапофизов; эпиневральные, эпиплевральных нет. Грудные мышцы опущены низко, складываются подобно брюшным. Заглавно-височная раздвоена; верхняя ветвь прикреплена к надкостнице, нижняя - к чешуйчатой; заглавной ключицы нет; клювовидные отростки образуют вместе брюшной киль; лопаточное отверстие между лопаткой и ключицей; крыловидные отростки хорошо развиты, три из них соприкасаются с клювовидным отростком. Брюшные с 7 лучами. Жабрно-подушечные лучи в умеренном количестве (от 8 до 10). Воздушный пузырь, сообщающийся с ухом. Яйцеводы отсутствуют, яйцеклетки попадают в брюшную полость до исключения.

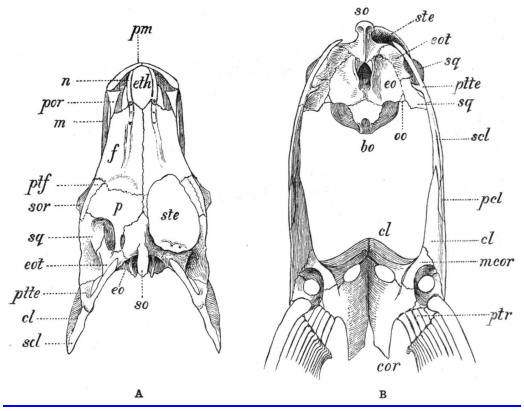


Рис. 333.— Вид сверху (**A**) и сзади (**B**) черепа и грудной дуги *голеностопного отростка* (надвисочная часть удалена с левой стороны). *bo*, базиокципитальный; *cl*, ключица; *кора*, клювовидная; *eo*, экзокципитальный; *eot*, эпиотический; *eth*, решетчатая; *f*, лобная; *m*, верхняя челюсть; *mcor*, мезокоракоидный; *n*, носовой; *oo*, опистозный; *p*, теменной ; *pcl*, послеключичный; *pm*, верхнечелюстной сустав; *por*, предорбитальный; *ptf*, заднелатеральный; *ptr*, крыловидные; *ptte*, задневисочный; *scl*, надключичный; *so*, надзатылочный; *sor*, суборбитальный; *sq*, плоскоклювый; *ste*, надвременной.

Удлиненные, сжатые, серебристые рыбы, покрытые циклоидной чешуей среднего размера; голова голая; рот большой, с крепкими зубными рядами; жаберные отверстия широкие;

спинной плавник короткий, кзади от брюшных; анальный довольно удлиненный; хвостовой отдел хорошо развит, раздвоенный.

Единый род (*Hyodon*) с тремя видами (американские лунноглазки), все достигающие длины около фута, обитающие в пресных водах Северной Америки к востоку от Скалистых гор.

Семейство 9. Notopteridae. Рыбы, образующие это семейство, могут рассматриваться как эксцентрическая модификация типа, очень похожего на предыдущий, с которым они сходятся по большинству остеологических признаков, а также по зубному ряду, по соединению воздушного пузыря и уха и по отсутствию яйцеводов. Они отличаются отсутствием крышкообразной надвисочной кости, отверстие, которое она закрывает в *гиодоне,* здесь ограничено заднелобной и плоскоклеточной (сросшейся с опистозной), иногда также эпиотической, отсутствием подперикулума, отсутствием или неполным окостенением верхней ветви задневисочной (нижняя сочленяется с опистозной) и наличием дополнительных костей (называемых придаточными), прикрепленных к дистальному отделу или сросшихся с ним. оконечность передних ребер, которую они продолжаются до срединно-вентральной линии, где они охвачены кожными окостенениями, образующими двойной зубчатый гребень.

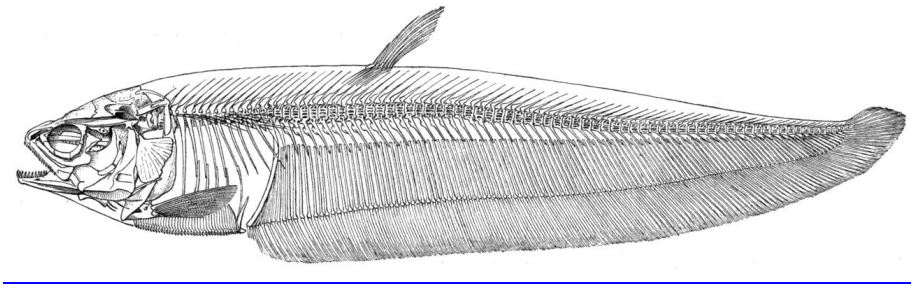


Рис. 334.—*Notopterus afer*, скелет, с очертаниями мягких частей. ⅔ нат. размер.

Кости головы кавернозные, рот большой; передняя ноздря превращается в щупальце. Тело очень сильно сжатое, с очень короткой прекаудальной областью, сужающейся сзади; брюшные плавники сильно редуцированы или отсутствуют; спинной короткий или отсутствует, а анальный сильно удлинен и сливается с хвостовым, который можно рассматривать как прерванный. Лопаточное отверстие полностью находится в лопатке. Воздушный пузырь очень большой, с несколькими отделами, раздвоенный спереди и сзади и вытянутый вдоль каждой стороны хвостовой области; его необычное состояние было описано Бриджем.[645]

Эти рыбы обитают в болотах и озерах, пресноводных или солоноватых, и питаются червями и насекомыми. Ничего не известно об их привычках размножения и развитии.

Два рода: *Notopterus*, со спинным плавником и 6-9 жаброногими лучами — три вида из Индии, Бирмы и Малайского региона и один из Западной Африки; *Xenomystus*, без спинного плавника и всего с 3 жаброногими лучами, уникальный вид, обитающий в Белом Ниле и

Западной Африке. Останки *нотоптеруса* были найдены в мергелевых сланцах (третичный период) Паданга, Суматра. Самый крупный вид, индийский *N. chitala*, достигает 4 футов в длину; говорят, что его мясо необычайно сочное и с хорошим вкусом, но против него существует сильное предубеждение из-за того, что предполагается, что Рыба питается человеческими тушами.

Семья 10. Osteoglossidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, причем последняя более развита и прочно прикреплена к концу первой. Теменные кости отделяют надзатылочную кость от лобных; подглазничная кость сильно уменьшена и полностью или частично скрыта под передней. Основание черепа простое. Зубы в челюстях, а также на крыловидных и подъязычных костях; глоточных зубов нет. Голова без чешуи, тонкая кожа переходит в кости; тело покрыто крупными костными чешуйками, составленными из кусочков, похожих на мозаику. Ребра расположены на сильных парапофизах; эпиневральные, без эпиплевральных. Грудные плавники опущены низко. Задневисочная раздвоена, верхняя ветвь прикреплена к надкостнице, нижняя - к чешуйчатой кости; присутствует заднеключица; лопаточное отверстие в лопатке; крыловидные кости хорошо развиты, только одна соприкасается с клювовидным отростком. Спинной и анальный плавники начинаются позади брюшных; последний с 5 или 6 лучами. Яйцеводы отсутствуют, яйца попадают в брюшную полость до исключения (по крайней мере, у *гетеротипов*, как наблюдал Баджетт).

Это семейство представлено в настоящее время пятью видами, относящимися к четырем родам; характеризуется следующим образом:—

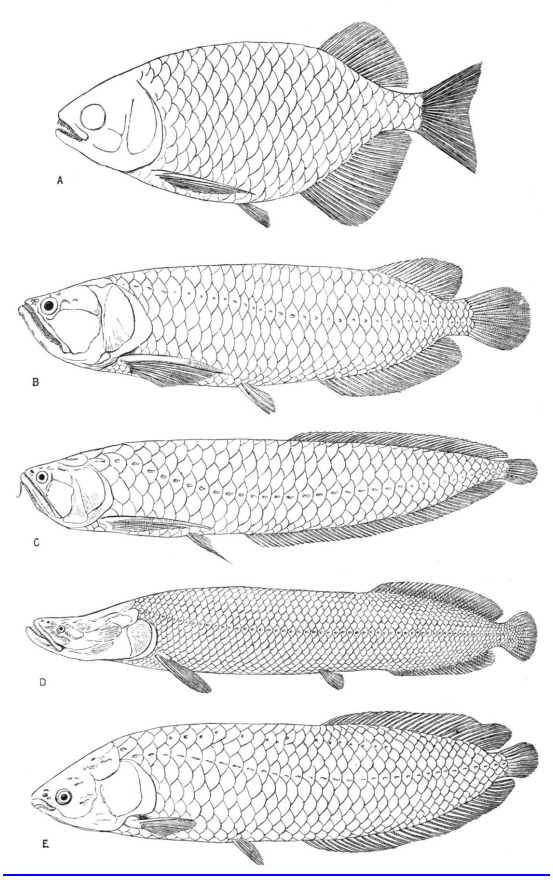


Рис. 335.Основные формы остеоглоссид. **A**, *Dapedoglossus testis* (реставрация); **B**, *Scleropages leichardti*; **C**, *Двурогий язык*; **D**, *арапайма гигантская*; **E**, *Heterotis niloticus*. Все значительно уменьшено.

Склеропаги. —Рот большой; сошники, небные отростки, крыловидные и глоссохиальные зубчатые; нижнечелюстные усики; жаброногие лучи 15-17; тело сжатое, с выпуклым брюшком; клювовидные отростки, образующие брюшной киль; спинной плавник короткий; брюшные плавники почти одинаково удалены от конца рыла и хвостового плавника; позвонков 29-31 + 30; воздушный пузырь не ячеистый. Один вид из северных частей Австралии и по одному с Суматры, Банки и Борнео.

Остеоглоссум.—Рот большой; сошники, небные отростки, крыловидные и глоссохиальные зубчатые; нижнечелюстные усики; жабрно-подушечных лучей 10; тело сжатое, брюшко выпуклое; клювовидные отростки образуют брюшной киль; спинной плавник длинный; брюшные плавники почти вдвое дальше от хвостового, чем от конца рыла; позвонков 28 + 59; воздушный пузырь не ячеистый.—Южная Америка (Гвианские острова, Бразилия).

Арапайма.—Рот довольно большой; сошники, небные отростки, крыловидные и глоссохиальные зубчатые; жаброногих лучей 16; брюхо округлое; спинной плавник довольно длинный; брюшные плавники на равном расстоянии от головы и хвостового плавника; позвонки 36-38 + 41-42; воздушный пузырь ячеистый.-Южная Америка (Гвианские острова, Бразилия).

Гетеротис.—Рот умеренный; жаберно-подушечных лучей 7; брюхо округлое; спинной плавник довольно длинный; брюшные плавники ближе к концу рыла, чем хвостовой плавник; позвонков 27 + 42-43; воздушный пузырь ячеистый; четвертая жаберная дуга с дополнительным органом дыхания. Африка (Нил, Сенегал, Гамбия, Нигер).

Dapedoglossus из эоцена Вайоминга, по-видимому, ближе всего к *склеропагам*, а *Brychaetus* из эоцена (лондонская глина) в Шеппи, графство Кент, к *арапайме*, насколько состояние сохранности этих окаменелостей позволяет нам составить мнение.

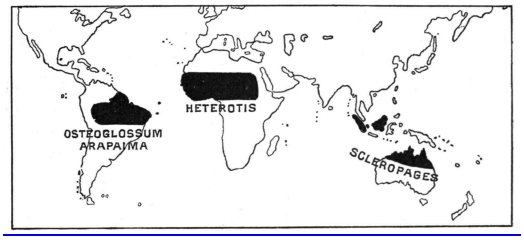


Рис. 336.—Распределение остеоглоссид.

Доктор Гюнтер обратил внимание на замечательное совпадение географического распределения этого семейства и дипневритов, хотя, однако, известно, что последние не представлены на Малайском архипелаге. "Не только, - добавляет он, - соответствующие виды встречаются в пределах одного региона, но также и в одних и тех же речных системах; и хотя такая связь может и должна быть частично обусловлена сходством образа жизни, все же идентичность этого необычного распространения настолько поразительна, что ее можно объяснить, только предположив, что Osteoglossidae являются одним из самых ранних костистых типов, которые были современниками нынешних дипноев и сопровождали их с начала третичной эпохи или даже до нее".

Квинслендский вид *склеропагов* (*S. leichardti*) известен поселенцам под названием Barramunda, которое также применялось к *Neoceratodus*. *Арапайма гигас* - одна из самых крупных известных пресноводных рыб, достигающая в длину 15 футов и веса 400 фунтов. Его мясо очень ценится. Сэр Р. Шомбург заметил, что мать защищает детенышей, которые в течение некоторого времени после рождения всегда плавают перед ней. Аналогичное наблюдение было сделано в Гамбии в отношении *Heterotis niloticus* покойным Дж. С. Баджеттом, который утверждает, что Рыба строит огромные гнезда в болотах, на глубине около двух футов воды; стенки гнезда сделаны из стеблей трав, вынутых Рыбой из центра; полом является болотное дно, оно сделано идеально гладким и голым. Гнездо, по-видимому, используется не более четырех-пяти дней; только что вылупившиеся личинки снабжены длинными наружными жаберными нитями кроваво-красного цвета.[646]

Семейство 11. Pantodontidae.—Маленькая западноафриканская рыбка, описанная Питерсом как *Pantodon buchholzi*, является уникальным представителем семейства, тесно связанного с Osteoglossidae, но отличающегося очень маленькой, единственной верхнечелюстной капиллярой и отсутствием suboperculum и interoperculum. Грудные плавники очень большие и примечательны мясистым отростком, к которому прирастает внутренний луч; брюшные, образованные из 7 лучей, некоторые из которых простые и вытянуты в нити, расположены более вперед, чем у любого другого вида этого подотряда, за

исключением Ctenothrissidae, а именно. сразу за грудными мышцами. Зубы в челюстях и на сошнике, небных, крыловидных, парасфеноидных, языкоглоточных и глоточных костях. Мезокоракоидная дуга тонкая, сильно изогнутая и соединяется со своей собратьей по срединной линии; коракоиды образуют брюшной киль. Позвонков мало (16 + 14).

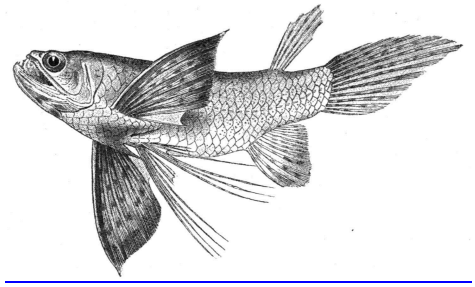


Рис. 337.—*Пантодон бухгольци*, натуральный размер.

Замечен М. де Браззой как пресноводная летучая рыба.

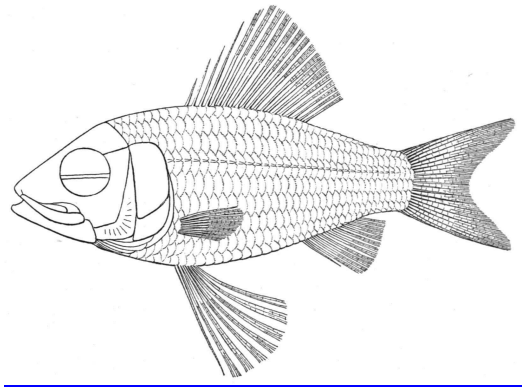


Рис. 338.—*Ктенотрисса вексиллифер* (восстановлена А. С. Вудвордом).

Семейство 12. Ctenothrisidae.— Любопытный тип, характеризующийся маленькими верхнечелюстными костями, крупными челюстями со слабыми зубными рядами, теменные кости соприкасаются по срединной линии, центральная часть позвонка без поперечных отростков, умеренно большая спина с простыми передними лучами и большие брюшные кости, выдвинутые далеко вперед и состоящие из 8 лучей. Его сходство все еще неясно, но состояние челюстей определяет его отнесение к подотряду Malacopterygii, в то время как по положению брюшных костей к нему наиболее приближены Pantodontidae. Мелкие рыбы, известные только двум родам мелового периода (Англия и Маунт-Ливан), один с гребневидной чешуей (*Ctenothrissa*), другой с циклоидной чешуей (*Aulolepis*).

Семейство 13. Phractolaemidae.—Рот беззубый, выпуклый, окаймленный очень тонкими предчелюстными и верхнечелюстными костями. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, широко разделяя малые теменные кости; крышечная кость и подглазничная кость хорошо развиты; передняя кость маленькая; межлопаточная кость огромная, покрывающая подвздошную область и перекрывающая ее собратья; симплектика отсутствует. Основание черепа одиночное. Глоточных зубов нет. Только 3 тонких ветвисто-головных луча. Ребра крепкие, сидячие, почти полностью окружают тело; эпиневральные кости тонкие; эпиплевральные кости отсутствуют; хвостовая часть очень короткая. Надвисочная мышца маленькая, простая, прикреплена к теменной и чешуйчатой; ключицы нет; лопаточное отверстие в лопатке. Грудной плавник опущен низко, складывается подобно брюшным; последний с 6 лучами.

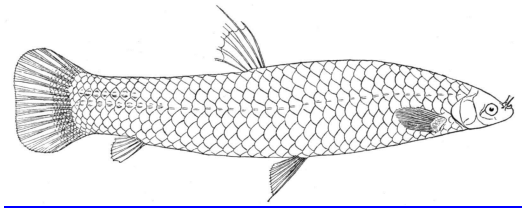


Рис. 339.—*Phractolaemus ansorgii*. ⅔ нат. размер.

Замечательная маленькая рыбка, *Phractolaemus ansorgii*, обнаруженная доктором У. Дж. Ансорджем в дельте Нигера в 1900 году и с тех пор также обнаруженная в Конго, стоит совершенно особняком среди малакоптеригий, ее ближайшими союзниками, по-видимому, являются Osteoglossidae. Тело удлиненное, субцилиндрической формы, покрыто крупной поперечно-полосатой чешуей; голова маленькая, череп сильно окостенелый, покрыт тонкой кожей; рот маленький, хоботообразный, способный выдвигаться вперед, в состоянии покоя загибается и входит в углубление на верхней поверхности головы; носовое отверстие единственное, ему предшествует усик; жаберные отверстия узкие, ограничены по бокам. Брюшные плавники отведены далеко назад, спинной и анальный короткие. Воздушный пузырь очень большой, а кишечник чрезвычайно длинный и сильно извитый. Позвонков 26 + 8.

Семейство 14. Saurodontidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя более развита и прочно соединена с первой; эти кости, как и нижняя челюсть, с зубами, имплантированными в глубокие впадины; небо беззубое. Надзатылочная кость разделяет малые теменные кости; оперкулярные кости хорошо развиты; симплексия присутствует, обнажена. Основание черепа двойное. Ребра сидячие, расположены очень низко в центральной части; парапофизы отсутствуют; нервные дуги не срослись с центральной частью. Грудные кости расположены очень низко; постключица, по-видимому, отсутствует. Хвостовой плавник глубоко раздвоенный, без сросшихся гипуральных отростков.

Это семейство, включающее несколько родов мелового периода, может рассматриваться как предок *Chirocentridae*, с которым или рядом с которым оно было помещено Коупом и различными более поздними авторами. Нормальное положение симплектических, однако, дает право их представителям выделяться в отдельное семейство, а аутогенная нервная дуга, а также отчетливость костей, поддерживающих хвостовой плавник, также указывают на большее обобщение. Восстановление *ихтиодектов*, проведенное Лумисом, показывает общую форму, сходную с обычной сельдью, но оно не представляется надежным.

Представители Saurodontidae были отнесены к двум группам: (*a*) с предлежащей (предсимфизарной) костью, *Saurocephalus*, *Saurodon*; (*b*) без предлежащей, *Chirocentrites*, *Portheus*, *Ichthyodectes*, *Spathodactylus*, *Cladocyclus*. Эти рыбы обитают на мелу Европы и Северной Америки, и некоторые из них достигают очень больших размеров, возможно, не менее двух метров в длину.

Семья 15. Chirocentridae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя более развита и прочно соединена с первой; эти кости, так же как и нижняя челюсть, с крупными зубами, не имплантированными в

настоящие глазницы; мелкие зубы на небных, крыловидных и подъязычных костях, супраокципитальные соприкасаются с лобными, разделяя мелкие теменные кости; оперкулярные кости хорошо развиты; симплектика скрыта между внутренней поверхностью челюстей. квадрат и нисходящий отросток подъязычной кости. Основание черепа двойное. Ребра очень тонкие, сидячие, очень низко посажены в центре; парапофизов нет; эпиплевральные и эпиневральные кости. Грудные мышцы опущены очень низко. Задне-височная раздвоена; заднеключица отсутствует; тонкая костная пластинка, похожая на заднеключицу, над грудным плавником, прикреплена к лопатке; лопаточное отверстие в лопатке; клювовидные отростки соприкасаются друг с другом, образуя киль. Брюшные очень маленькие, с 7 лучами. Плеченогих лучей 8. Воздушный пузырь большой, не сообщающийся с ухом, неполностью разделен на ячейки. Слизистая оболочка кишечника, образующая спиралевидную складку.

Тело очень удлиненное и сильно сжатое, покрыто тонкой лиственной чешуей; число позвонков 75. Спинной плавник короткий и противоположен анальному, который длинный.

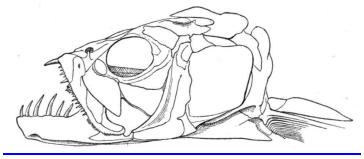


Рис. 340.—Вид сбоку черепа и грудной дуги *Chirocentrus dorab*.

Chirocentrus dorab, единственный представитель этого семейства, обитает в Индийском океане и морях Китая и Японии.

Семейство 16. Clupeidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями. Надзатылочная кость разделяет небольшие теменные кости; оперкулярные кости хорошо развиты. Основание черепа двойное. Ребра в основном сидячие, вставлены позади парапофизов; межмышечных костей (эпиневральных, эпиплевральных, придаточных) обычно много. Пост-височная разветвленная, верхняя ветвь прикреплена к эпиотической, нижняя - к опистотической; постключица наложена на внешнюю сторону ключицы. Брюшные органы с 6-11 лучами. Воздушный пузырь большой, сообщающийся с ухом.

Четыре подсемейства:-

(i.) THRISSOPATRINAE.—Рот большой; предчелюстные кости очень маленькие; верхнечелюстные кости большие, с довольно узкой дополнительной костью, прочно прикрепленной к предчелюстным костям; жаброостегалов около 30; брюшко сжато до края, без зазубрин; боковой линии нет. *Trissonatpra*, из Фолкстонского ущелья.

(ii.) ENGRAULINAE.—Рот средний или большой; верхнечелюстные кости очень маленькие; верхнечелюстные кости большие, с узкими дополнительными костями, более или менее

прочно прикрепленными к верхнечелюстным костям; жаброостегалы от 6 до 19; брюшко округлое или более или менее сжатое, с зазубринами или без них; боковой линии нет. Последние роды: *Dussumieria*, *Etrumeus*, *Engraulis*, *Cetengraulis*, *Heterothrissa*, *Coilia*. Ископаемое: *Спаниодон*, верхний меловой период.

(iii.) CLUPEINAE.—Рот маленький или средний; верхние челюсти свободно перемещаются позади нижнечелюстных, обычно с крупными дополнительными костями; жаброостегалов 5-10; брюшко обычно зазубренное; боковая линия обычно отсутствует. Последние роды: *Clupea*, *Hyperlophus* (*Diplomystus*), *Opisthonema*, *Brevoortia*, *Pellonula*, *Clupeichthys*, *Odaxothrissa*, *Pellona*, *Chirocentrodon*, *Pristigaster*, *Raconda*, *Chatoessus*. Ископаемые: *псевдоберикс*, *гистиотрисса*, *скомброклюпея*, *лептихтис*, верхний мел.

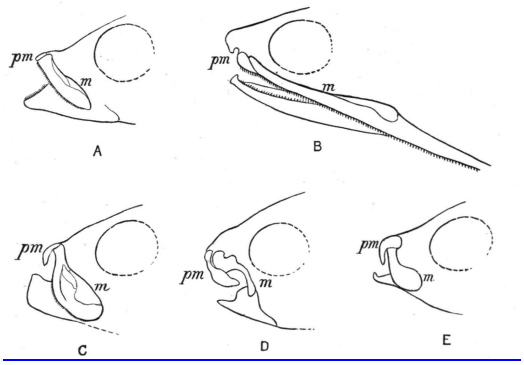


РИС. 341.— Показан широкий диапазон вариаций в пределах семейства костей (*pm*, предчелюстной, *m*, верхнечелюстной), образующих верхнюю границу рта. **A**, *Dussumieria*; **B**, *Coilia*; **C**, *Пеллона*; **D**, *Шатоэссус*; **E**, *Чанос*. На этих полудиаграмматических рисунках глазница представлена у всех одинакового размера, что позволяет лучше всего проводить сравнение при оценке относительного развития костей верхней челюсти.

(iv.) CHANINAE.—Рот маленький, беззубый; верхние челюсти прочно прикреплены к верхнечелюстным; жаброостегалов 4, очень широкие; брюшко округлое или уплощенное; боковая линия отчетливая. *Chanos*, современный; *Chanoides*, верхний эоцен; *Prochanos*, меловой период.

Обозначаемое родом *Thrissopater*,[647], который можно рассматривать как связующий тип между Elopidae и Clupeidae, это семейство в значительной степени представлено в меловой период, еще более обильно в эоцене и миоцене, где *Clupea* и *Engraulis* встречаются у многочисленных видов; *Hyperlophus*, отличающийся от *Clupea* наличием спинного зубчатого гребня, похожего на брюшной, встречается в верхнем меловом периоде Сирии, Южной Европы и Южной Америки, в эоцене Северной Америки и Европы и в настоящее время представлен на Западном побережье Южной Америки, а также на побережье и в реках Нового Южного Уэльса. Известно, что в настоящее время обитает около 200 клупеид, в основном морских видов, но некоторые из них обитают в пресных водах; ни одна из них не может быть отнесена к глубоководным формам; некоторые, такие как Allis Shad (*Clupea alosa*) и Twait Shad (*C. finta*), являются проходными, поднимаются по рекам на нерест. Ассортимент этого семейства почти космополитичен. Несколько видов отличаются чрезвычайной многочисленностью особей, как, например, сельдь (*Clupea harengus*), сардина

(*C. pilchardus*) и анчоус (*Engraulis encrasicholus*). Сельдь обитает в северных частях Атлантики и морях к северу от Азии. Как впервые показал доктор Гюнтер, так называемая "Мальковая наживка" состоит в основном из мальков сельди, которые, как и мальки кильки (*C. sprattus*), питают пристрастие к солоноватой воде. С другой стороны, анчоусы и сардина редко, если вообще когда-либо, попадают в устья рек. Икра сельди, в отличие от икринок большинства британских морских промысловых рыб, тяжелая и клейкая, прочно прилипает к камням или неподвижным предметам на морском дне, в то время как икрины кильки и сардины плавают на поверхности. Личинки длинные, тонкие и прозрачные. Сардина, которая является столь ценным объектом промысла на Западном побережье Франции, представляет собой незрелую разновидность сардины, которая вырастает в длину от 10 до 14 дюймов. Его передвижения еще недостаточно изучены, и его нехватка в определенные годы в водах, где он обычно роится, вызывала периодические кризисы в важной отрасли промышленности. Спелую сардину в основном можно найти на значительном расстоянии от побережья. Анчоус особенно распространен в Средиземноморье, но его также регулярно вылавливают в Голландии, особенно в Зюйдерзее, где он размножается, а также в Средиземном море; он появляется лишь временно и не был замечен на нересте в Ла-Манше, хотя икра недавно была получена у побережья Северного Ланкашира.[648]

Малоизвестные меловые кроссогнатиды (*Crossognathus* и *Scyllaemus*), отнесенные некоторыми авторами к семейству Percesoces, вероятно, следует размещать вместе с Clupeidae или рядом с ними.

Семейство 17. Лососевые.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, но часто перекрывается теменными костями, которые могут соединяться сагиттальным швом; все верхнечелюстные кости хорошо развиты. Основание черепа двойное. Ребра сидячие, парапофизы очень короткие или отсутствуют; эпиневральные, иногда также эпиплевральные, присутствуют. Поствисочная разветвленная, верхняя ветвь прикреплена к эпиотической, нижняя - к опистотической; постключица, как обычно, приложена к внутренней стороне ключицы. Небольшой жировой спинной плавник. Воздушный пузырь обычно присутствует, большой. Яйцеводы рудиментарные или отсутствуют, яйцеклетки попадают в брюшную полость до исключения.

Морские и пресноводные рыбы, в основном из умеренной и арктической зон северного полушария: один род (*Retropinna*) на побережьях и в реках Новой Зеландии; несколько глубоководных форм (*Аргентина*, *микростома*, *нансения*, *Батилагус*) встречаются в Северном Ледовитом океане, Северной Атлантике, Средиземном море и Антарктическом океане на глубине до 2000 морских саженей. По-видимому, сравнительно недавнего возраста, нет останков старше миоцена (*Osmerus*, *Thaumaturus*, *Protymallus*), которые, безусловно, можно отнести к этому семейству. Последние роды могут быть сгруппированы следующим образом:—

A. Воздушный пузырь присутствует.

a. Жаберно-остистые лучи от 8 до 20; брюшные лучи от 9 до 13; сифонные в желудке; пилорические придатки более или менее многочисленны (от 17 до 200). Разводят в пресной воде. *Сальмо*, *Брахимистакс*, *Стенодус*, *Корегонус*, *Филогефира*, *Тималус*.

b. Жабрно-остистых лучей 6; вентральных лучей от 11 до 14; слепой кишки желудка; пилорических придатков в умеренном количестве (от 12 до 20). *Аргентина*.

c. Жаберно-остистые лучи от 6 до 10; брюшные лучи от 6 до 8; слепая часть желудка; пилорических придатков мало (от 2 до 11) или довольно много. *Осмерус, Талейхтис, Маллотус, Плекоглоссус, Гипомезус*.

d. 3 или 4 жаберных луча; 8-10 вентральных лучей; слепой отдел желудка; пилорические придатки отсутствуют. *Микростома, Нансения, Батилагус*.

B. Воздушный пузырь отсутствует; жабрно-подушечные лучи от 3 до 6; вентральные лучи 6 или 7; желудочный сифон; пилорические придатки отсутствуют. *Ретропинна, Саланкс*.

В настоящее время только около 80 видов могут считаться валидными.

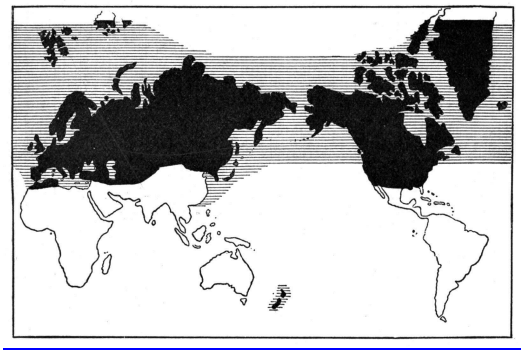


Рис. 342.—Распределение лососевых (глубоководные формы не включены).

Красота, игривость и большая экономическая ценность лососевых рыб привлекли к ним больше внимания, чем, вероятно, к какой-либо другой группе рыб. Как говорит нам профессор Смитт, шведская пословица гласит: "У дорогого ребенка много имен", и это в полной мере относится к нашему лососю и форели, виды которых некоторые авторы чрезмерно преумножили. Род *Salmo*, характеризующийся большим ртом и мощными зубными рядами, делится на три секции: *Oncorhynchus*, лосось-квиннат, обитающий в Северной части Тихого океана, в восходящих реках Северной Америки и Азии, с 12-17 развитыми лучами в анальном отверстии; *Salmo*, лосось и форель, с 8-12 лучами в анальном отверстии и зубами не только на головке сошника, но и вдоль его стержня, по крайней мере у молоди, представлен в морях и пресноводных водоемах Европы, Азии и Северной Америки, простирающихся с юга на Северо-запад. Западная Африка, Малая Азия, Северная Персия, Гиндукуш, начало Калифорнийского залива и Рио-Гранде; *Salvelinus*, черный, с 8-10 лучами в анальном отверстии и зубами только на приподнятой головке сошника, обитает в озерах Северной и Центральной Европы и реках северных частей Азии и Северной Америки вплоть до 82 ° 34 с.ш., иногда спускаясь к морю.

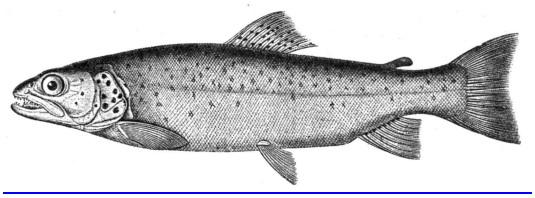


Рис. 343.—Форель (*Salmo trutta*). × ⅓. (После Валансьена.)

Изменения формы и окраски, которые претерпевают эти рыбы при переходе из пресной воды в море или при искусственном перемещении из одного места в другое, очень велики, и эта пластичность вместе с соединительными звеньями, которые делают невозможным присвоение наименований многим экземплярам, побудили самых недавних исследователей рода *Salmo*, по крайней мере в Европе, низвести многие из так называемых видов до ранга местных разновидностей, и даже наша обыкновенная бурая форель или ручьевая форель (*S. fario*) в настоящее время обычно рассматривается как неотделимая от проходной морской форели. (*C. mpymma*). Проходного настоящего лосося (*S. salar*) можно отличить по несколько более крупным чешуйкам, которых всего 11 или 12 в поперечном ряду, идущем от задней границы жирового плавника вперед к боковой линии, у форели их от 13 до 16. Гольцы озер Уэльса, Севера Англии, Шотландии и Ирландии также считаются простыми разновидностями обыкновенного северного перелетного гольца (*S. alpinus*), разновидностями которого также являются "Омбле шевалье" швейцарских озер и "саэблинги" альпийских озер Германии и Австрии. Родственный вид (*S. fontinalis*) был завезен в Англию из Северной Америки, а также настоящая форель (*S. irideus*). Большой размер икринок, отсутствие у них адгезивности и тот факт, что яйцеклетки попадают в брюшную полость, из которой их можно легко выдавить, делает искусственное оплодотворение особенно легким, и виды *Salmo* всегда занимали первое место в анналах рыбоводства. Оплодотворенные яйца транспортируются во льду, развитие которых просто приостанавливается на несколько недель, и таким образом несколько форм британских и американских лососевых были завезены в Новую Зеландию и Тасманию, где некоторые из них прочно прижились.

Белая рыба, *Coregonus*, более многочисленна по численности, чем *Salmo*, и, как правило, ее легче определить. Их легко узнать по крупной серебристой чешуе и небольшому рту без зубов или с мелкими зубами. Некоторые, такие как хаутинг (*C. oxyrhynchus*) из Северной Европы, обитают в море, заходя в реки на нерест, в то время как другие, такие как Сик, Вайс, Фельхен или Лаваре (*C. lavaretus*), приурочены к озерам. Британскими видами являются гвиниада (*C. clupeoides*) из Лох-Ломонда, Хоусуотера, Уллсуотера и Балы, ряпушка (*C. vandesius*) из Лох-Мабена и поллан (*C. pollan*) из Лох-Неа в Ирландии.

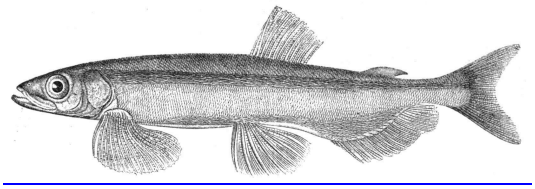


Рис. 344.—Мойва (*Mallotus villosus.*) ½ натр. размер. (После Валансьена.)

Хариус (*Thymallus vulgaris* или *вексиллифер*) с высоким спинным плавником, состоящим примерно из 20 лучей, одна из самых красивых британских рыб, обитает в реках и озерах Северной и Центральной Европы и представлена несколькими родственными видами в Азии и Северной Америке. Свое название он получил из-за запаха тимьяна.

Корюшка (*Osmerus eperlanus*) размножается в соленой воде, и хотя она часто попадает в реки, она не поднимается выше уровня приливов. Мойва (*Mallotus villosus*), обитающая на побережьях Арктической Америки и Северо-восточной Азии, откладывает яйца в песке вдоль берегов в невероятных количествах, и пляж превращается в дрожащую массу яиц и песка. *Плекоглоссус*из Японии и Формозы очень примечателен своими пластинчатыми, похожими на гребень, боковыми зубами. Сиел-смелты (*Аргентина*) - глубоководные лососевые, экземпляры которых время от времени добываются у берегов Шотландии и Ирландии; большое количество было завезено из Норвегии на рынки Англии. *Батилагус* все же лучше приспособлен к жизни на больших глубинах (до 1700 морских саженей), поскольку его глаза имеют огромные размеры. Как заметил доктор Гюнтер, "зрение этих рыб, должно быть, полностью зависит от фосфоресцирующего света, который излучают другие обитатели глубин. Сами по себе не являясь хищными рыбами, или лишь в незначительной степени, они были бы привлечены светом, исходящим от ножек и стомиатид в глубине, и, таким образом, стали бы легкой добычей для этих рыб ".

Вторичные половые признаки очень сильно развиты у многих лососевых. У взрослых самцов лосося, форели и куинната морда сильно искажается, обе челюсти становятся крючковатыми, а основания зубов более или менее увеличены; у последних видов перед спинным плавником развивается мясистый бугорок, а чешуя спины вросает в плоть. Жемчужноподобные наросты появляются на чешуе многих белух в период размножения, они более заметны у самцов, чем у самок, и *ворсинчатый моллюск* назван так из-за ворсистых полос, образованных чешуей зрелых самцов, чешуя над боковой линией и вдоль каждой стороны брюшка становится удлиненно-ланцетной, густо усеянной и образует свободные выступающие точки.[649]

Некоторые авторы относят Pachyrhizodontidae к меловому роду *Pachyrhizodus*к семейству лососевых, но известные в настоящее время останки слишком фрагментарны, чтобы дать правильное представление об их точном систематическом положении. По-видимому, существует меньше оснований для отнесения их к семейству Elopidae.

Семейство 18. Alepocephalidae.—Глубоководные рыбы, сходные по общему строению с Clupeidae и Salmonidae, но лишенные задней ключицы и жирового спинного плавника,[650] лучистый плавник расположен далеко сзади на теле, в хвостовой области, и противоположен или немного впереди анального. Скелет *алепоцефала*[651] примечателен своим слабым окостенением. Присутствуют эпиплевральные и эпиневральные извилины, и двустороннее разделение нервной дуги остается совершенно отчетливым по всей прекаудальной области, обе половины очень слабо прилегают друг к другу. Воздушный пузырь отсутствует. Брюшные органы отсутствуют у *Platytroctes*, а у *Aulostomatomorpha сильно развито рыло*.

Различают одиннадцать родов: —А, с чешуей: *Alepocephalus*, *Conocara*, *Bathytroctes*, *Leptochilichthys*, *Narcetes*, *Platytroctes*, *Aulostomatomorpha*. В, без чешуи:—*Xenodermichthys*, *Aleposomus*, *Leptoderma*, *Anomalopterus*.

Представлен примерно 35 видами почти во всех морях; как обычно в случае с глубоководными формами, особи одного и того же вида были получены со станций, очень удаленных друг от друга.

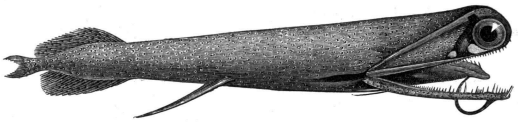


Рис. 345.—*Malacosteus indicus*. (After Günther.)

Семейство 19. Stomiatidae.Я бы объединил под этим названием Stomiatidae и Sternoptychidae Гюнтера, совокупность отклоняющихся от нормы глубоководных рыб, которые сходятся в том, что верхнечелюстная кость более развита, чем предчелюстная, и усеяна зубами, что сразу отличает их от всех других глубоководных форм этого подотряда, а также от Scopelidae среди гапломов. Брюшные плавники обычно загнаны очень далеко назад, и количество их лучей колеблется от 5 до 8. В отличие от того, что происходит у других групп рыб, грудные плавники имеют тенденцию к сокращению и фактически исчезают у некоторых родов, в то время как брюшные органы остаются хорошо развитыми; всякий раз, когда грудные плавники полностью развиты, как у *Maurolicus*, *Chauliodus*, *Astronesthes* и *Photichthys*, присутствует мезокоракоидная дуга.[652] Форма тела чрезвычайно различается, даже внутри небольших групп, на которые разделено это семейство; оно может быть чрезмерно коротким и сжатым, или чрезмерно удлиненные, но рот и глаза всегда большие, эти рыбы по сути своей хищные; зубной ряд часто очень мощный и может простираться до неба или ограничиваться челюстями. Тело голое или чешуйчатое; светящиеся пятна (фотофоры) более или менее развиты.[653] Развитие и положение вертикального плавника сильно различаются внутри этой группы, и несколько семейств, которые были основаны на этом признаке, имеют не большее таксономическое значение, чем в более изученных группах *Characinidae* и *Siluridae*. Все авторы, кроме того, были вынуждены признать, что наличие или отсутствие жирового спинного плавника не имеет большого значения в данном случае, точка зрения, которая еще более усиливается открытием доктором Гилкристом у мыса Доброй Надежды глубоководной рыбы, согласующейся во всех отношениях с *астрономией*, за исключением наличия небольшого жирового плавника, абсолютно похожего на спинной, но расположенного на брюшной стороне, непосредственно перед анусом. Два вида с похожими брюшными жировыми плавниками были только что обнаружены доктором Брауэром и отнесены к *Astronesthes*. Поэтому я не могу принять сложную договоренность в пользу современной американской школы.

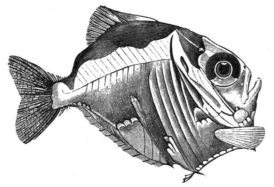


Рис. 346.—*Сквозной стерноптикс*. (After Günther.)

Роды могут быть разделены на пять подсемейств:-

I. Анальный не совсем противоположен лучистому спинному и не намного длиннее последнего; подъязычного усика нет.

A. Выступающая далеко вперед спина, между грудными и брюшными мышцами; грудные мышцы хорошо развиты (CHAULIODONTINAE). *Холиодус*.

B. Лучистая спина над брюшными костями или позади них; грудные кости хорошо развиты.

1. Тело более или менее удлиненное; брюшные мышцы хорошо развиты (GONOSTOMATINAE).

а. Подъязычный усач. *Астрономы*.

б. Усача нет. *Батилихнус*, *Гоностома*, *Циклотон*, *Триплофос*, *Фотихтис*, *Батилако*, *Диплофос*, *Мавроликус*, *Ихтиококк*.

2. Тело короткое и глубокое; брюшные мышцы рудиментарные или отсутствуют (STENOPTYCHINAE). *Аргиропелекус*, *Стерноптикс*, *Полипнус*.

II. Спинная и анальная части расположены противоположно друг другу и очень далеко назад в хвостовой области; грудные мышцы часто редуцированы или отсутствуют; подъязычный усик часто присутствует. (УСТЬИЧНЫЕ). *Стомы, Макростомии, Эхиостомы, Опостомии, Пахистомии, Фотонекты, Малакостеусы, Тауматостомии, Фотостомии*.

Это семейство, включающее около 55 видов, распространено по всему миру, но большинство известных форм были получены из Атлантики; некоторые виды встречаются как в Атлантике, так и в Индо-Тихоокеанском регионе. *Холиодус*, *Астронест* и *стомий* относятся к рыбам с самыми мощными зубными рядами.

Семейство 20. Gonorhynchidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя сочленяется над первой до решетчатой кости. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, широко разделяя маленькие теменные кости; верхнечелюстные кости хорошо развиты; симплектика присутствует. Основание черепа простое. Рот маленький и беззубый, нижний, окружен толстыми, окаймленными губами. Четыре жаброногих луча. Голова и тело полностью покрыты мелкими колючими чешуйками. Прекаудальные позвонки с прочными парапофизами, к концу которых прикреплены тонкие ребра и надключичные кости. Постключицы нет. Грудные плавники опущены низко, складываются подобно брюшным; последние с 10 лучами.

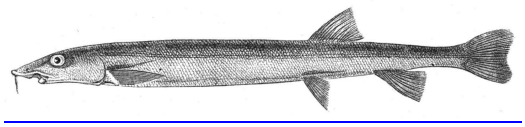


Рис. 347.—*Гоноринхус серый*. ⅓ нат. размер. (После Валансьена.)

Единственный существующий вид, *Gonorhynchus greyi*, характеризуется удлиненным цилиндрическим телом, заостренной выступающей мордой с одним усиком, короткими спинным и анальным плавниками, первый из которых противоположен брюшному, и жаберными перепонками, широко прикрепленными к перешейку. Зубы присутствуют на крыловидной и подъязычной костях. Суборбитальной дуги нет. Позвонков 45 + 20. Воздушный пузырь отсутствует. Его распространение очень широкое, вид зарегистрирован у берегов мыса Доброй Надежды, Австралии, Новой Зеландии и Японии.

Род *Notogoneus* из пресноводных отложений эоцена Франции и Северной Америки был отнесен Коупом к этому семейству, а А. С. Вудворд показал, что он тесно связан с *Gonorhynchus*, отличаясь только отсутствием зубов на небе и языке и более передним расположением спинного плавника. Род *Charitosomus* с несколькими видами из верхнего мела Вестфалии и горного Ливана также был включен в это семейство, но точная форма и характер чешуи пока не установлены.

Семейство 21. Cromeriidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями. Надзатылочная кость большая и широко разделяет очень маленькие теменные кости; верхнечелюстные кости хорошо развиты; симплексия отсутствует. Основание черепа простое. Рот маленький и беззубый, нижний; жаберное отверстие узкое. Три жаберных луча. Тело голое. Прекаудальные позвонки с парапофизами; ребра и надключичные кости тонкие. Послеключицы нет. Грудной плавник опущен низко вниз, складывается подобно брюшным.

Единственный род, *Cromeria*, недавно обнаруженный в Белом Ниле. Своим удлиненным голым телом и задним расположением спинного плавника он напоминает галактических, к которым его сначала отнесли. Но это распределение оказалось неправильным теперь, когда Суиннертон разработал остеологическую структуру мелкой рыбы (всего около 30 мм в длину).[654] Количество позвонков от 42 до 45 (28-30 + 14-15). Имеется длинный, тонкий воздушный пузырь.

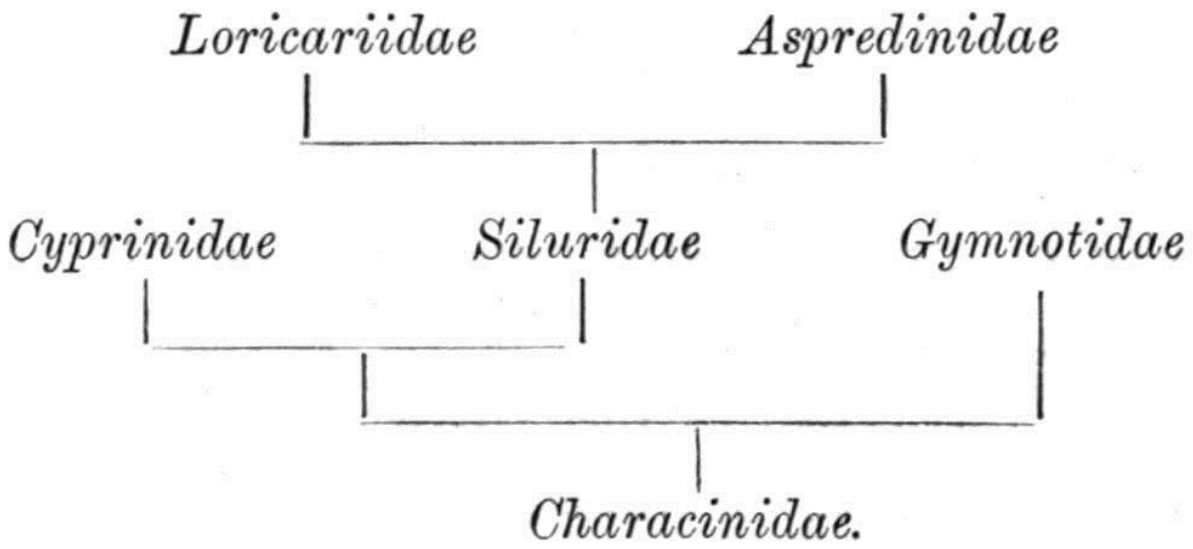
Подотряд 2. Остариофиты.

Воздушный пузырь, если он хорошо развит, сообщается с пищеварительным трактом протоком. Грудная дуга подвешена к черепу; присутствует мезокоракоидная дуга. Плавники без шипов или спинной и грудной с одним шипом, образованные совместным окостенением сегментов сочлененного луча. Передние четыре позвонка сильно модифицированы, часто совместно окостеневшие и несущие цепочку мелких костей (так называемых веберовских косточек), соединяющих воздушный пузырь с ухом.

Это одна из наиболее естественных групп класса Рыб, хотя ее представители настолько разнообразны по внешнему виду, что были широко разделены в системах более старых авторов. Именно Саджмелю[655] принадлежит заслуга в том, что он первым сгруппировал под вышеприведенным названием харацинов, карпов, сом-рыб и голосеменных, родственные связи которых были до известной степени осознаны Коупом. Но только после того, как Сейджмелем была продемонстрирована гомология всей группы слуховых косточек, впервые описанная Э. Х. Вебером в 1820 году, обоснование выбранного здесь пути проявилось в полной силе, поскольку такое согласие в структуре столь сложного и специализированного аппарата может быть результатом только общности происхождения семей, которые им владеют. В поддержании веберовского аппарата неизменно принимают участие четыре передних позвонка. Первый позвонок сильно редуцирован; его верхняя дуга отсутствует и заменена косточками, называемыми *claustrum* и *scaphium*[656] (первая, возможно, представляет собой не что иное, как модифицированную нервную дугу), которые заполняют пространство между экзокципитальной и нервной дугой второго позвонка; основная часть аппарата, *tripus*, изменчивая по форме, связана с третьим позвонком, от которого она рассматривается как модифицированное ребро; волокнистая связка

простирается от задней дуги. от передней оконечности *трипуса* к *скафию*, и в эту связку вставляется четвертая часть, *интеркалярий*. Различные формы этого подотряда также демонстрируют полное совпадение в спинномозговых нервах, которые проходят через эти косточки. Теменные кости либо отделяют лобные кости от надзатылочных, либо срастаются с последними.

Этот подотряд делится на шесть семейств. Харациниды являются наиболее обобщенными, а остальные, вероятно, получены из них способом, выраженным следующей диаграммой:—



КРАТКИЙ ОБЗОР СЕМЕЙ

I. Теменные кости отличаются от надзатылочных; присутствует симплексия; ребра в основном сидячие, все или большее количество прекаудальных позвонков без парапофизов.

Рот не вытянутый, обычно с зубами; глоточные кости в норме; тело чешуйчатое; часто присутствует жировой спинной плавник ..... 1. *Characinidae*.

Рот не вытянутый, обычно с зубами; кости глотки в норме; тело в форме угря, голое или чешуйчатое; отверстие под головой или на горле ..... 2. *Голосоносовые*.

Рот обычно более или менее вытянутый, беззубый; нижние глоточные кости крупные, серповидной формы; тело голое или чешуйчатое; жировой спинной плавник отсутствует ..... 3. *Карповые*.

II. Теменные кости обычно сросшиеся с надзатылочными; симплексия отсутствует; тело голое или с костными щитками; рот обычно зубчатый, с усиками; часто присутствует жировой плавник.

Ребра прикреплены к крепким парапофизам; крышечка хорошо развита ..... 4. *Силуриды*.

Ребра сидячие; парапофизы отсутствуют; крышечка более или менее развита; рот нижний ..... 5. *Loricariidae*.

Ребра сидячие; крепкие парапофизы позвонков; крышечка отсутствует ..... 6. *Aspredinidae*.

Семейство 1. Characinidae.—Рот непротягивающийся, обычно ограничен предчелюстными и верхнечелюстными костями, редко только предчелюстными костями; челюсти обычно зубчатые. Теменные кости соединены сагиттальным швом или разделены родничком; оперкулярные кости хорошо развиты; присутствует симплексия. Глоточные кости в норме, с мелкими зубцами. Ребра в основном сидячие; парапофизы в грудном отделе отсутствуют; эпиплевральные и эпиневральные кости, в основном свободно плавающие. Грудные плавники опущены очень низко, складываясь подобно брюшным. Тело покрыто чешуей. Часто присутствует жировой спинной плавник.

Это очень обобщенный тип, хотя, возможно, и не происходящий напрямую от костистых ганоидов, как полагал Сагемель. Численность этого вида составляет около 500 особей, и они обитают в пресных водах Африки, Центральной и Южной Америки. Классификация семьи все еще находится в неудовлетворительном состоянии, но разделение на следующие группы (едва ли заслуживающие звания подсемейств), хотя и весьма условное, представляется предпочтительным по сравнению с принятой до сих пор в высшей степени искусственной схемой:

I. Жирового плавника нет.

A. Erythrininae.Плотоядный; зубы крепкие; верхняя челюсть большая; жаберные отверстия широкие; чешуя циклоидальная. Американские: *Macrodon*, *Erythrinus*, *Lebiasina*, *Pyrrhulina*, *Corynopoma*.

II. Обычно присутствует жировой плавник.

B. Hydrocyoninae.Полностью или частично плотоядный; зубы крепкие; верхняя челюсть хорошо развита; чешуя циклоидальная; боковая линия обычно ближе к вентральному контуру, чем к спинному (иногда только на хвосте). Африканские: *Sarcodaces*, *Hydrocyon*, *Bryconaethiops*, *Alestes*, *Micralestes*, *Petersius*. Американские: *Acestrorhynchus*, *Boulengerella*, *Acestrorhamphus*, *Crenuchus*, *Chalceus*, *Brycon*, *Bryconops*, *Bryconodon*, *Creagrutus*, *Chalcinus*, *Brachychalcinus*, *Pseudocorynopoma*, *Stichonodon*, *Гастропелекус*, *Тетрагоноптерус*, *Ножницекрылый*, *Хиродон*, *Пиабуцина*, *Игуанодектес*, *Афиохаракс*, *Салминус*, *Олигосаркус*, *Агониаты*, *Парагониаты*, *Лептагониаты*, *Анациртусы*.

C. Serrasalmoninae.Плотоядный; зубы крепкие; брюхо зазубренное; чешуя циклоидальная. Американские: *Serrasalmo*, *Myletes*, *Myleus*, *Metynnis*, *Catoprion*.

D. Ichthyborinae.Плотоядный; зубы крепкие; верхняя челюсть очень маленькая; верхняя челюсть подвижная; чешуя реснитчатая. Африканские: *Eugnathichthys*, *Paraphago*, *Мезоборус*, *Фаго*, *Ихтиоборус*, *Необороус*.

E. Xiphostominae.Плотоядный; зубы очень маленькие; верхняя челюсть довольно маленькая; чешуя реснитчатая. Американец: *Мечевидный отросток*.

F. Anostominae.—Растительноядный, полностью или частично; зубы на обеих челюстях хорошо развиты; верхняя челюсть очень маленькая; жаберные отверстия узкие; чешуя циклоидальная. Американские: *Anostomus*, *Leporinus*, *Characidium*, *Chorimycterus*, *Nanostomus*, *Nanognathus*.

G. Гемиодонтины.Частично растительноядный; зубной ряд несовершенен; верхняя челюсть хорошо развита; чешуя циклоидальная. Американские: *Гемиодус*, *Ценотропис*, *Саккодон*, *Пародон*.

H. Distichodontinae.—Полностью или частично растительноядный; зубы мелкие, но хорошо развитые; верхняя челюсть хорошо развита; чешуя реснитчатая. Африканские: *Nannaethiops*, *Neolebias*, *Distichodus*, *Наннохаракс*, *Ксенохаракс*.

I. Citharininae.—Растительноядный; зубы мелкие или отсутствуют; верхняя челюсть маленькая; чешуя циклоидальная или реснитчатая. Африканские: *Citharinus*, *Citharidium*. Американские: *Prochilodus*, *Curimatus*.

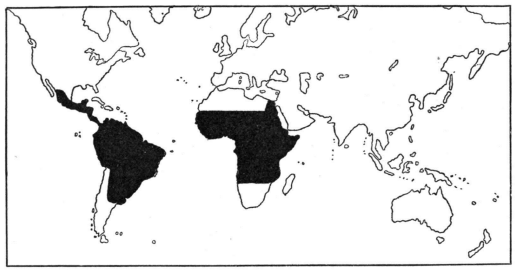


Рис. 348.—Распределение Characinidae.

Роды в вышеуказанных подсемействах в основном основаны на зубных рядах и протяженности предчелюстных и верхнечелюстных костей, которые поразительно разнообразны, как можно видеть из прилагаемых рисунков, показывающих открытые рты нескольких наиболее примечательных видов. Как я уже указывал, характер, который часто приводится в качестве диагностического для этой семьи, а именно. верхнечелюстная кость, составляющая часть границы рта, не является абсолютно постоянной; эта кость часто сильно редуцирована, и у *Ichthyoborus* и *Neoborus* она полностью исключена изо рта. Жаброногих лучей всего от 3 до 5. На плавниках никогда не бывает острых шипов, а на брюшных от 6 до 13 лучей. Усачи отсутствуют. У большинства травоядных форм мозговая оболочка образуется впереди носовой капсулы, в то время как у большинства плотоядных форм они разделены межорбитальной перегородкой; но из этой корреляции есть исключения, и поскольку в остальном близкородственные роды могут отличаться в этом отношении, я не смог использовать этот признак при определении подсемейств.

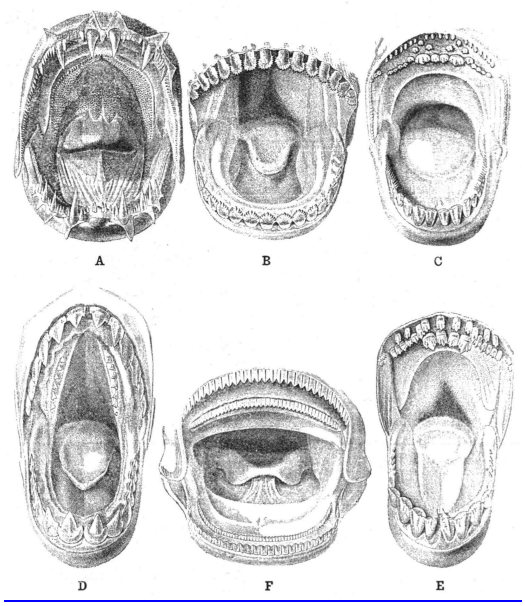


Рис. 349.—Открытые рты Characinidae. (После Мюллера и Трошеля.) **A**, *Macrodon trahira*; **B**, *Пьябуцина аргентинская*; **C**, *Brycon falcatus*; **D**, *Chalceus angulatus*; **E**, *Serrasalmo rhombeus*; **F**, *Distichodus niloticus*.

Воздушный пузырь разделен сужением на переднюю и заднюю части; задняя часть длиннее, а ее передняя часть ячеистая в *эритрине* и *лебясине*. Пилорические придатки к желудку, которые постоянно отсутствуют у карповых, более или менее многочисленны. Дополнительный дыхательный орган в дивертикуле над четвертой жаберной дугой наблюдался у *Xenocharax* и *Citharinus*.

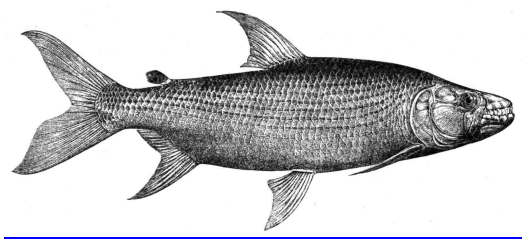


Рис. 350.—*Гидроцион "голиаф"* из Конго. ⅛ нац. размер.

Внешний вид и повадки представителей родов, составляющих это семейство, сильно различаются. Некоторые напоминают карповых и в основном вегетарианцы, в то время как другие напоминают лососевых и щуку. Среди самых грозных - *Гидроционы*, Водяные собаки, или арабские Кельб-эль-Бар, с их мощными челюстями с акульими зубами, видимыми, когда рот закрыт, и которые вырастают до размеров лосося. Пять известных видов обитают в Ниле, а также в реках и озерах тропической Африки. Не менее свирепы "пираньи" или "кариба" (*Серрасальмо*) из Южной Америки, укус которых сравнивают с порезом бритвы. Они в изобилии водятся в некоторых реках, и люди очень боятся заходить в воду, поскольку они яростно откусывают большие куски мяса, как ножницами, а запах крови, как говорят, привлекает их тысячами; они проявляют большое жизненное упорство и могут часами

оставаться вне воды. *Шомбургк заметил, что Серрасальмо нигер* издает хрюкающий звук в воде. *Salminus orbignianus*из реки Плейт, испанское "дорадо", достигающее в длину 3 футов, имеет хищнические повадки щуки и следует за другими рыбами, движущимися косяками; его мясо очень ценится, хотя в нем, как и у всех харацинид, много костей.

В качестве примера фитофагов можно упомянуть нильскую лунную рыбу (*Citharinus geoffroyi*) со слабыми зубными рядами, глубоко сжатым телом и соколиным спинным плавником; она часто изображается на памятниках древних египтян.[657]

Семейство 2. Gymnotidae.—Рот непротягивающийся, ограничен предчелюстными и верхнечелюстными костями, последние иногда сильно редуцированы; челюсти обычно зубчатые. Теменные кости соединены сагиттальным швом или разделены родничком; верхушечные кости хорошо развиты; присутствует симплексия. Глоточные кости в норме, с мелкими зубцами. Передние ребра сидячие, задние расположены на поперечных отростках; эпиплевральные и эпиневральные. Тело сильно удлиненное, похожее на угря, голое или чешуйчатое; спинной плавник отсутствует или сведен к жировой полоске; анальный очень длинный; хвост рудиментарный или отсутствует;[658] брюшные органы отсутствуют. Отверстие под головой или на очень небольшом расстоянии позади горла. Жаберные отверстия узкие.

Несмотря на свой внешний вид, эти рыбы не имеют ничего общего с угрями; они являются сильно модифицированными, деградировавшими харацинидами, на что впервые указал Рейнхардт. Несколько родов и разновидностей (около 30) приурочены к пресным водам Центральной и Южной Америки. Окаменелости неизвестны. Можно выделить восемь родов:—

A. Родничок черепа; верхнечелюстная кость больше, чем верхнечелюстная; передняя ноздря на верхней поверхности головы; вентиляционное отверстие под головой; чешуйчатое тело: *Грудино-скуловая кость*, *собственная мантия*, *Стернархус*, *Рамфостернархус*, *Рамфихтис*, *Стеатогенис*.

B. Родничок черепа отсутствует; верхнечелюстная кость очень маленькая; передняя ноздря на верхней губе; вентиляционное отверстие на горле.

а. Тело чешуйчатое: *Панцирь*.

б. Обнаженное тело; электрический орган: *Гимнотус*.

Рот маленький или очень маленький, а модификации морды у родов *Sternarchus* и *Rhamphichthys* напоминают те, что были замечены у Mormyridae. Воздушный пузырь разделен на переднюю и заднюю части, объединенные тонким протоком.[659] Количество позвонков варьируется от 70 (*Грудино-скуловая кость*) до 240 (*голосовая кость*). *Гимнотус* уникален в этом подотряде наличием целых 8 крыловидных костей (актиностий) на грудном плавнике, как у *ангильи*.

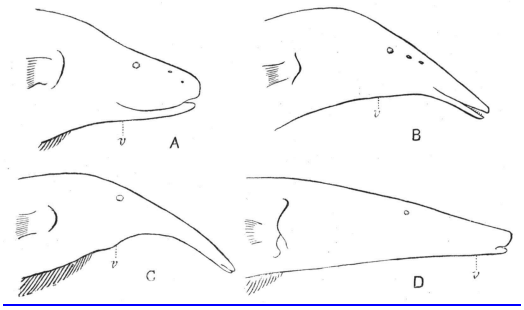


Рис. 351.— Очертания голов, показывающие форму рыла и положение вентиляционного отверстия (*v*). **A**, *sternarchus albifrons*; **B**, *макростома Sternarchus*; **C**, *Rhamphosternarchus curvirostris*; **D**, *Rhamphosternarchus tamandua*.

Наиболее известным представителем этого семейства является так называемый Электрический угорь (*Gymnotus electricus*), обитающий в Ориноко, Амазонке и промежуточных речных системах. Он вырастает до 8 футов в длину и толщины мужского бедра, и его очень опасаются из-за поражения электрическим током, которое он способен разряжать. "Трембладор", как его называют испаноговорящие жители района Ориноко, встречается только в болотах и на сравнительно мелководных участках рек, к большому неудовольствию путешественников, которым приходится переходить вброд в таких местах, поскольку вьючные животные часто сбиваются с ног от удара электрическим током. Образцы часто выставлялись живыми в этой стране; два экземпляра, привезенные в Лондон в 1842 году, ни один из них не весил более одного фунта, к 1848 году достигли веса 40 и 50 фунтов соответственно. Примерно четыре пятых длины рыбы занимает хвост, в котором находится электрический орган; он образован измененной мышечной тканью и состоит из двух огромных масс, продольных полос или столбиков, из клеток, заполненных желеобразным веществом, занимающих всю хвостовую область ниже позвоночного столба и разделенных узкой срединной перегородкой; меньший орган аналогичного строения простирается вдоль каждой стороны у основания анального плавника. Весь аппарат снабжен большим количеством нервов, отходящих от спинномозговых нервов. Электрический аппарат приводится в действие волей рыбы даже на расстоянии, но эта способность истощается при постоянной работе и восстанавливается во время отдыха. Отчет Гумбольдта в *"Зоологических наблюдениях"*, стр. 497, хотя, по-видимому, не свободен от преувеличений и басен, рекомендуется для получения дополнительной информации о привычках и способах отлова *гимноту*.[660]

Семейство 3. Карповые.—Рот обычно более или менее вытянутый, беззубый, ограничен предчелюстными и верхнечелюстными костями или, чаще, только предчелюстными костями. Теменные кости соединены сагиттальным швом или разделены родничком; оперкулярные кости хорошо развиты; присутствует симплексия. Нижние глоточные кости серповидной формы, субпараллельны жаберным дугам, снабжены зубами, расположенными в один, два или три ряда, и часто замечательно специализированными. Ребра в основном сидячие; парапофизы в грудном отделе отсутствуют; эпиплевральные и эпиневральные, в основном свободные, плавающие. Грудные плавники опущены очень низко, складываясь подобно брюшным. Тело голое или чешуйчатое. Жировой спинной плавник отсутствует.

Мозговая оболочка выводится вперед, к носовой капсуле. Жабрно-надчерепные лучи редуцированы до 3; жабрно-надчерепная мембрана обычно более или менее обширно приросла к перешейку. Суборбитальная ветвь сенсорных каналов обычно образуется на

крышке, как у Characinidae. Брюшных лучей насчитывается от 7 до 12, редко 5 или 6. Пилорические придатки к желудку отсутствуют.

Пресноводные рыбы, питающиеся растительными веществами или мелкими животными, рассеяны по всему миру, за исключением Южной Америки, Мадагаскара, Папуазии и Австралазии. Эти виды чрезвычайно многочисленны, известно около 1300 видов, которые можно отнести к четырем подсемействам, как предложил Сагемель.

(i.) CATOSTOMINAE.— Край верхней челюсти, образованный посередине маленькими предчелюстными, а по бокам верхнечелюстными, которые скрыты в толстых мясистых губах; усиков нет; глоточные зубы в один ряд, очень многочисленные, гребнеобразные; воздушный пузырь большой, разделен на две или три части поперечными сужениями, не окружен костной капсулой. В основном из Северной Америки; два вида из Китая и один из Восточной Сибири. Ископаемые в нижнем третичном периоде Северной Америки.

Основные роды:—*Sclerognathus*, *Carpiodes*, *Catostomus*, *Moxostoma*.

(ii.) КАРПОВЫЕ.— Верхние челюсти, не граничащие со ртом; усики отсутствуют или их одна или две пары; глоточные зубы в один-три ряда, в небольшом количестве, часто очень крупные, и выступают против склерозирующей пластинки, прикрепленной к вентральному отростку основания затылка, который проходит под передними позвонками. Воздушный пузырь обычно большой и разделен на переднюю и заднюю части, редко трехраздельный, не окружен костной капсулой. Основная часть семейства, представлена во всех частях его ареала. Останки нескольких существующих родов были найдены в олигоценовых и более поздних отложениях Европы, Суматры и Северной Америки.

Основные роды:—*Cyprinus*, *Catla*, *Catlocarpio*, *Osteochilus*, *лабео*, *Discognathus*, *Psilorhynchus*, *Capoëta*, *Барбус*, *Gobio*, *Pseudogobio*, *Saurogobio*, *Rhinogobio*, *Oreinus*, *Schizothorax*, *Ptychobarbus*, *Gymnocypris*, *Diptychus*, *Aulopyge*, *Ceratichthys*, *в почве прочие неблагоприятные*, *Campostoma*, *Cochlognathus*, *Exoglossum*, *Меда*, *Lepidomeda*, *Rhinichthys*, *Rohteichthys*, *Leptobarbus*, *Расборами*, *Luciosoma*, *Нурия*, *Amblypharyngodon*, *Cyprinion*, *Semiplotus*, *Xenocypris*, *Leuciscus*, *Тинка*, *Leucosomus*, *Chondrostoma*, *Achilognathus*, *Rhodeus*, *Данио*, *Pteropsarion*, *Белого*, *Абрамис*, *Nematabramis*, *Acnuyc*, *Leucaspius*, *Альбурнус*, *Barilius*, *Бола*, *Neobola*, *Chelaethiops*, *Чела*, *Калтер*, *Pelecus*, *Parapelecus*, *Cachius*, *Opsariichthys*, *Scombrocypris*, *Squaliobarbus*, *Luciobrama*.

(iii.) COBITIDINAE.—Верхние челюсти, не граничащие со ртом; усиков от трех до шести пар; глоточные зубы в один ряд, в умеренном количестве. Передняя часть воздушного пузыря разделена на правую и левую камеры, разделенные сужением и заключенные в костную капсулу, задняя часть свободна или отсутствует. Гольцы, внешне характеризующиеся низким, удлиненным телом, без мелкой чешуи или с ней. Европа, Азия, Абиссиния. Энингенский миоцен.

Основные роды:—*Botia*, *Lefua*, *Diplophysha*, *Nemachilus*, *Misgurnus*, *Cobitis*, *Lepidocephalichthys*, *Acanthophthalmus*, *Eucirrhichthys*, *Apua*.

(iv.) HOMALOPTERINAE.—Нижние челюсти, не граничащие со ртом; усиков три или четыре пары; глоточные зубы в один ряд, в умеренном количестве. Воздушный пузырь рудиментарный, разделен на две боковые половины, заключен в костную капсулу. Горные формы с вдавленной головой и горизонтально расширенными парными плавниками. Китай, Индия, Далее Индия, Малайский полуостров и архипелаг.

Роды:—*Homaloptera*, *Helgia*, *Glaniopsis*, *Gastromyzon*.

Недавно описанный *Gyrinochilus* с острова Борнео, по внешнему виду напоминающий *Homaloptera*, с двумя жаберными щелями с каждой стороны, верхней и нижней, ртом, похожим на рот головастика, без усиков, и маленьким свободным воздушным пузырем, вероятно, следует рассматривать как тип пятого подсемейства.

Многие роды карповых частично основаны на форме и расположении глоточных зубов, которые, адаптированные к различным требованиям, могут быть коническими, крючковидными, ложкообразными, коренными и т.д., и т.п. Важность, придаваемая расположению этих зубов в одном, двух или трех рядах для определения родов, была несколько преувеличена.[661]

Рис. 352.—Нижние отделы глотки у *барбуса тропидолеписа*.

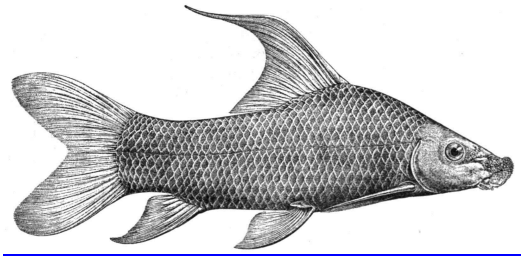


Рис. 353.—*Сокол-лабео*из Конго, видны брачные бугорки на морде. ¼ натр. размер.

Карповые составляют большинство пресноводных рыб Европы, Азии и Северной Америки; их сравнительно немного (около 100 видов) в Африке, где они сосуществуют с харацинидами. Некоторые, как карп (*Cyprinus carpio*) и линь (*Tinca vulgaris*), вялые, за исключением периода размножения, когда они проявляют большое волнение и не отказывают себе в выпрыгивании из воды; другие, как уклейка (*Alburnus lucidus*), постоянно перемещаются большими косяками у поверхности; в то время как другие, опять же, как М'бирики озера Танганьика (*Barbus tropidolepis*), ведут себя подобно Лосось и форель, преодолевающие большие расстояния, преодолевая пороги и водопады, чтобы достичь мест своего размножения в верховьях рек. В период размножения самцы многих видов приобретают более блестящую окраску или развивают жемчужные или колючие наросты на различных частях головы, а также на теле и плавниках.[662] Карповые являются

яйцекладущими, за исключением небольшого усача из Натала, обнаруженного и описанного проф. Дж. Макс Вебер в роли *живородящего барбуса*.

Наиболее ярким примером симбиоза является маленькая карпоподобная рыбка из Центральной Европы, "Горчак" (*Rhodeus amarus*). Половой сосочек самки получает большое развитие в период размножения, превращаясь в трубку почти такой же длины, как сама рыба; с помощью этого яйцеклада сравнительно небольшое количество и удивительно крупных икринок диаметром 3 мм — длина рыбы всего 60-80 мм — выводится через зияющие клапаны между жаберными пластинками прудовых мидий (*Unio* и *Anodonta*), где после осеменения они развиваются, мальки покидают своего хозяина примерно через месяц. позже, достигнув длины 10 или 11 миллиметров.[663] Моллюск отвечает взаимностью, сбрасывая свои эмбрионы на рыбу-родительницу, в коже которой они остаются заключенными в течение некоторого времени, причем период размножения рыбы и мидии совпадает.

Некоторые представители этого семейства вырастают до очень крупных размеров, от 4 до 6 футов; так обстоит дело с карпом, уроженцем Азии, завезенным в Англию в начале семнадцатого века; катлой (*Catla buchanani*) из Индии, Бирмы и Сиама; махасиром (*Barbus mosal*) из горных ручьев Азии, чешуя которого может достигать величины ладони; и *Hypophthalmichthys molitrix* из Китая и Маньчжурии, примечателен низким расположением глаз, слиянием жаберных щупалец в тонкие пластинки губчатого вида, которые должны действовать как наиболее эффективный просеивающий аппарат, и наличием изогнутого проблемного надветвленного органа на каждой жаберной дуге.[664]

Среди хорошо известных аберраций, вызванных искусственным отбором, можно упомянуть "кожаного карпа", расу, у которой чешуя либо утрачена, либо значительно уменьшена в количестве и увеличена по боковой линии и спине, и Золотую рыбку, разновидность *Cyprinus carassius*, примечательную своей золотистой или ярко-красной окраской или совершенным альбинизмом, а также своей чудовищной формой рыбы-телескопа с сильно выступающими глазами и увеличенным, горизонтально расположенным хвостовым плавником.[665] Это семейство также имеет получены многочисленные более или менее устоявшиеся примеры гибридизации, конгениальной и двугенериальной, первоначально описанные как отдельные виды, продукция которых, как полагают, в некоторых случаях способна к размножению по крайней мере в течение одного поколения.

Говорят, что кристаллическое вещество серебристой окраски различных карповых с незапамятных времен использовалось китайцами в декоративных целях. Хорошо известная и важная индустрия "Восточной эссенции" и искусственного жемчуга, которой занимались во Франции и Германии с использованием чешуи Уклейки, появилась не ранее середины семнадцатого века.

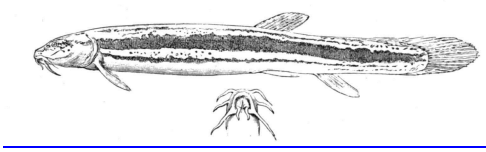


Рис. 354.— Прудовый вьюнок (*Misgurnus fossilis*), вид снизу на рот. ⅓ натуральный размер.

Гольцы, Cobitidinae, которые образуют очень естественное подсемейство, - это небольшие рыбы, немногие виды достигают фута в длину, в основном обитающие в небольших ручьях и прудах. Многим нравится ил на дне, в котором они передвигаются, как угри. В некоторых случаях жаберное дыхание оказывается недостаточным, и кишечный тракт действует как вспомогательный орган дыхания. Воздушный пузырь, частично заключенный в костную капсулу, может быть настолько уменьшен, что теряет свои гидростатические функции и превращается в орган чувств, его внешняя открытая поверхность соединена с кожей проходом между мышечными связками и передает термобарометрические впечатления слуховым нервам; отсюда название "Веттерфиш", под которым вьюны известны в некоторых частях Германии.

Homalopterinae более или менее идеально приспособлены к жизни в быстрых потоках, наиболее примечательным в этом отношении является *гастромизон* Северного Борнео, у которого грудные и брюшные плавники сильно расширены, образуя вместе с брюшком присоску, с помощью которой рыба прилипает к камням горных потоков, демонстрируя замечательную аналогию с *экзостомой* среди силуридов.[666]

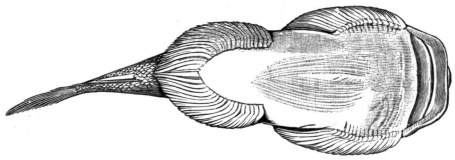


Рис. 355.—*Gastromyzon borneensis*, вид с брюшка, натуральный размер.

Семейство 4. Siluridae.—Рот непротягивающийся, ограничен предчелюстными и верхнечелюстными костями или только предчелюстными костями, верхние челюсти часто рудиментарны и поддерживают основание усика; челюсти обычно зубчатые. Теменные кости обычно сливаются с надзатылочными, образуя единую большую пластинку (теменно-затылочную); симплектическая и субоперкальная отсутствуют. Глоточные кости в норме, с мелкими зубцами. Ребра прикреплены к нижней поверхности длинных парапофизов; надгортанники отсутствуют. Грудные плавники опущены очень низко, складываются, как брюшные, часто вооружены, как и спинные, крепким костистым хребтом. Тело голое или с костными пластинками. Часто присутствует жировой спинной плавник. От одной до четырех пар усиков.

В черепе и оперкулярном аппарате наблюдается уменьшение количества элементов по сравнению с харацинидами и карповыми, таких как отсутствие метаптеригоидной кости, часто рудиментарное, палочковидное состояние небной кости и сращение теменных костей с надзатылочной.[667] Дуга лопатки прочно соединена с черепом и часто очень массивна, а затылочный бугор может быть соединен с основанием спинного плавника щитком, образованным расширением неба. первая и вторая межнейральные кости. Крыловидные кости, или опоры грудных лучей, большие и редуцированы до двух или трех.[668] Зубы редко присутствуют на верхнечелюстных костях (*Diplomystes*, *Eutropiichthys*), обычно ограничиваясь верхнечелюстными и зубными пластинами; они часто встречаются на небе. Количество жаброногих лучей варьируется от 4 до 17. Губы иногда сильно развиты и могут образовывать сосательный диск, как у *эвхилихтиса* и *экзостомы*. Как и у карповых, острые шипы, которыми могут обрамляться плавники, не имеют ничего общего с настоящими

шипами акантоптеригий; они являются результатом совместного окостенения с возрастом сменяющих друг друга частей тела; но, в отличие от состояния у карповых, ось позвоночника одинарная, а не двойная. Вентральные лучи варьируются от 6 до 16, 6 является наиболее частым числом. Некоторые из наружных позвонков могут быть прочно сросшимися вместе, а также с затылочно-затылочным выступом. Проф. Рамзи Райт[669] показал, изучая развитие, что комплекс, следующий за первым позвонком, который является более или менее рудиментарным, если он различим, представляет собой слияние 2-го, 3-го и 4-го позвонков, даже без нервных отверстий, обозначающих его составное происхождение; первый, сильно развитый поперечный отросток представляет собой 4-й позвонок. Воздушный пузырь обычно большой и трехглазчатый, но дополнительные перегородки могут значительно усложнить его структуру, и также могут существовать наружные дивертикулы;[670] он может быть более или менее уменьшен и полностью или частично заключен в двустороннюю костную капсулу, образованную поперечными отростками позвонков, а иногда (*Nematogenys*) прикреплен анкилозом к черепу. У некоторых родов, таких как *Cetopsis*, воздушный пузырь, по-видимому, вообще отсутствует: он сведен к двум маленьким овальным мешочкам, заключенным в большой составной передний позвонок. Как и у гольцов, воздушный пузырь часто находится в непосредственном контакте с кожей за плечевым поясом. Кишечный тракт может быть простым и коротким (плотоядные формы) или чрезвычайно длинным и извилистым (*каллихтисы*); как и у карповых, пилорические придатки отсутствуют.

Соматообразные, как обычно называют силуридов, представляют собой большое семейство, включающее около 1000 видов, распространенных в пресных водах всех частей света, но в основном между тропиками.[671] Лишь немногие из них морские (*Plotosus*, *Arius*, *Galeichthys*).

Это семейство можно разделить на восемь подсемейств

(i) Яснотки.Спинной и анальный плавники очень длинные, доходящие до хвостового; жаберные перепонки свободны или узко соединены с перешейком. Азиатско-африканские роды: *Clarias*, *Heterobranchus*, *Plotosus*. Азиатско-австралийский: *Copidoglanis*. Азиат: *Краноглани*. Африканцы: *Клариаллабес*, *Аллабенчелис*, *Гимнасталлабес*, *Чанналабес*. Австралиец: *Cnidoglanis*.

(ii) Силурины.Спинной плавник очень короткий или отсутствует, анальный очень длинный; без жаберных перепонок. Европеоазиатский: *Силур*. Азиатские: *Silurodon*, *Silurichthys*, *Saccobranchus*, *Wallago*, *Belodontichthys*, *Cryptopterus*, *Callichrous*, *Hemisilurus*, *Ailiichthys*, *Ailia*, *Schilbichthys*, *Laïs*, *Pseudeutropius*, *Пангасиус*, *Остеогениоз*, *Геликофагус*, *Силондия*. Африканские: *Евтропий*, *Шильбе*, *Силуранодон*, *Физайлия*, *Парайлия*. Австралиец: *Эвмеда*, *Неосилурус*.

(iii.) Багрины.Спинной плавник короткий, за ним следует более или менее удлиненный жировой плавник; анальный короткий или умеренный; жаберные перепонки свободны. Азия, Африка, Америка, Австралия: *Арий*. Азия и Америка: *Амиурус*. Азиатские: *Macrones*, *Pseudobagrus*, *Liocassis*, *Bagroides*, *Bagrichthys*, *Rita*, *Acrochordonichthys*, *Ацисис*, *Олира*, *Гемипимелодус*. Африканские: *Bagrus*, *Clarotes*, *Chrysichthys*, *Gephyroglanis*, *Auchenoglanis*,

Notoglanidium, *Anoplopterus*, *Galeichthys*. Американские: *Diplomystes*, *Paradiplomystes*, *Aelurichthys*, *Genidens*, *Noturus*, *Callophysus*, *Pimelodus*, *Pimelodina*, *Nanoglanis*, *Heptapterus*, *Nematogenys*, *Pariolius*, *Pirinampus*, *Conorhynchus*, *Нотогланис*, *Каллофизус*, *Сорубим*, *Пирамутана*, *Багропсис*, *Сциадес*. Австралиец: *Недистома*, *Пахиула*.

(iv.) Дорадины.Короткий лучистый спинной плавник и жировой, последний иногда заменяется вторым лучистым спинным; анальный короткий или умеренный; жаберные щели более или менее широко прерываются внизу. Африканские: *Synodontis*, *Chiloglanis*, *Atopochilus*, *Euchilichthys*, *Mochocus*, *Doumea*, *Phractura*, *Paraphractura*, *Andersonia*, *Trachyglanis*, *Belonoglanis*. Азиатские: *Багариус*, *Глиптостернум*, *Гагата*, *Псевдохрония*, *Экзостома*, *Сисор*, *Брайтенштейния*, *Сосия*, *Чака*. Южноамериканские: *Doras*, *Oxydoras*, *Leptodoras*, *Physopyxis*, *Glanidium*, *Centromochlus*, *Wertheimeria*, *Cetopsis*.

(v.) Malopterurinae.Спинной плавник без лучей, жировой; анальный короткий; жаберные щели прерываются внизу. Африканский: *Malopterurus*.

(vi.) Callichthyinae.Спинной, анальный и жировой плавники короткие; тело полностью покрыто панцирем; предчелюстные кости сильно редуцированы, граница верхней челюсти образована в основном верхнечелюстными костями. Южноамериканские: *Каллихтис*, *Коридорас*.

(vii.) Гипофтальмины.Спинной плавник короткий, позади брюшных, анальный длинный; жаберные щели широкие или прерываются снизу. Южноамериканские: *Ageniosus*, *Trachelopterus*, *Auchenipterus*, *Epapterus*, *Tetranematichthys*, *Hypophthalmus*, *Helogenes*.

(viii.) Трихомицтерины.Спинной плавник короткий, далеко назад, за брюшными органами; жирового плавника нет; анальный короткий; крышечка и межлопаточная кость вооружены прямостоячими шипами. Южноамериканские: *Trichomycterus*, *Eremophilus*, *Stegophilus*, *Vandellia*, *Acanthopoma*.

Наши знания о распределении Силуридов во времени все еще очень скудны и не проливают света на происхождение этой группы. *Arius* и два рода, по-видимому, родственные ему, *Rhineaster* и *Bucklandium*, оставили останки в эоцене Европы и Северной Америки, а следы различных современных родов были обнаружены в отложениях более позднего третичного периода в Европе, Азии, Северной и Южной Америке.

Повадки силуридов чрезвычайно разнообразны, и соответственно меняется форма тела. Тело может быть очень коротким, а голова огромной и чрезмерно вдавленной, например, у индо-бирманской *Chaca lophioides*, которая, как следует из ее названия, напоминает лягушку-рыбалку или удильщика; толстая и *похожая* на лапчатку у некоторых южноамериканских *Pimelodus*; Похожая на гольца у *Trichomycterus* и *Stegophilus*; более или менее угревидная у *Clarias* и ее союзников и т.д.; крайняя степень стройность присуща африканским *каналабесам*, тело чрезмерно удлиненное (более 100 позвонков), брюшные плавники отсутствуют, а грудные мышцы рудиментарны или отсутствуют вовсе. Среди других замечательных форм можно упомянуть индийского *сисора*, который напоминает

Acnpedo и у которого верхний хвостовой луч сильно утолщен и удлинен; *Pseudecheneis*, обитающий на порогах Гималаев и холмов Хасия, снабженный поперечно оплетенным брюшным диском между грудными плавниками; африканские *фрактура* и *андерсония*, напоминающие *лорикарию*; и аналогично африканский *белоноглани*, сравним с Рыбой-Иглой. Шипы, которые так часто украшают спинной и грудной плавники, могут быть зазубренными и представлять собой грозное защитное оружие; у южноамериканского *Ageniosus valenciennesi*верхнечелюстная кость трансформирована в крепкий, зазубренный, прямостоячий позвоночник, заменяющий усач. Укусы даже более мелких сомов по меньшей мере столь же болезненны, как укусы пчелы, и это, вероятно, связано с каким-то ядовитым свойством кожного секрета Рыбы.

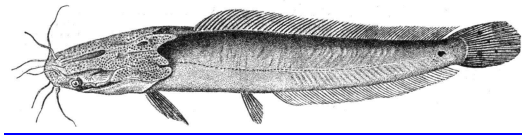


Рис. 356.—Харму, *Клариас ангильярис* (в честь Валансьена). ¼ натр. размер.

Коуп полагал, что отверстие в пазухе грудного плавника у *Noturus* или выше является отверстием протока ядовитой железы; "из него часто можно извлечь твердый студенистый предмет, заканчивающийся треножником, каждая ветвь которого дихотомически разделена на короткие ответвления одинаковой длины". Я думаю, что такое положение вещей не имеет ничего общего с ядовитым органом и является просто повторением того, что наблюдается у гольцов и у харацинид *Xenocharax*, у которых я обнаружил студенистое вещество, заполняющее короткий проток, посредством которого мембрана воздушного пузыря сообщается с кожей и органом чувств боковой линии. Большинство силуридов могут жить в очень загрязненной воде, питаясь воздухом с поверхности, и проводить сравнительно долгое время вне воды, не обладая каким-либо специальным аппаратом для атмосферного дыхания. Однако несколько родов снабжены дополнительным органом дыхания: у *Clarias*, *Heterobranchus* и союзников есть дендритный надветвленный орган, у *Saccobranchus* длинный воздушный мешок, отходящий от первой жаберной щели вдоль боковой части тела, как описано выше, стр. 295; и эти рыбы могут жить на суше в течение нескольких дней. *В Сенегамбии было замечено, что Clarias lazera* проводит несколько месяцев сухого сезона в норах, из которых вылезает по ночам, чтобы ползать в поисках пищи. Известно, что многие силуриды, но особенно *дорас* и *синодонтис*, издают звуки в воде и за ее пределами с помощью специального механизма воздушного пузыря и отростков позвонков над ним в сочетании с движениями грудного отростка, скрежещущего в суставной впадине.[672] В Южной Америке было замечено, что *дорас* быстро передвигается по суше, выступая вперед на грудных отростках за счет упругой пружины хвоста, совершая длительные путешествия по суше, из одного пересыхающего пруда. с другой стороны, проводя в пути целые ночи; эти миграции иногда происходят многочисленными группами, корзины с мелкой рыбой наполняют встречающиеся им индейцы.[673] У африканских *синодонтисов* была привычка плавать неторопливо на поверхности с поднятым брюхом, что было хорошо известно древним египтянам, которые часто изображали Рыбу в этом аномальном положении. Любопытным фактом в связи с этой привычкой является то, что *S. membranaceus* и *S. batensoda*, у которых это чаще всего наблюдалось, демонстрируют

инверсию обычной окраски, при которой нижние части тела темно-коричневые или черные, а верхние - бледно-серебристо-серые. Электрическая рыба-сом (*Malopterurus electricus*), также родом из Африки, встречается по всей тропической части этого континента, а также в нижнем течении Нила, достигая в длину трех футов. Его мясо ценится больше, чем у других силуридов. Он избегает света и медлителен в движениях. Электрический аппарат абсолютно отличается от электрического аппарата всех других рыб, поскольку происходит из кожного покрова, принадлежащего железистой системе и окружающего все тело толстым слоем жира или студенистого вещества; аппарат управляется единственным нервом с каждой стороны, исходящим из огромной ганглиозной клетки на передней оконечности спинного мозга.[674] Удары, производимые *Madopterurus*, очень мощные, и арабы называют рыбу "Раад", что означает "гром". Содержащийся в аквариуме с другими рыбами, даже того же вида, "Раад" вскоре убивает своих собратьев.

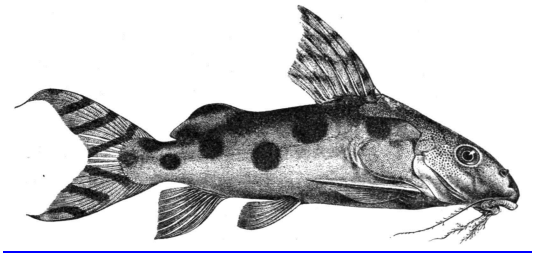


Рис. 357.—*Synodontis decorus*, из Конго. ⅓ нат. размер.

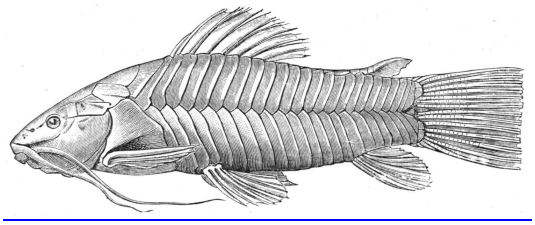


Рис. 358.—*Callichthys littoralis*, из Южной Америки. ⅔ нат. размер.

В этой семье за яйцами и молодняком обычно присматривают родители. Аристотель заметил, что самец европейского *Silurus glanis* наблюдает за яйцеклетками и защищает их. У одного из самых распространенных североамериканских сомов, *Amiurus nebulosus*, вида, который в последнее время был широко интродуцирован в некоторые части Европы и сейчас процветает во многих прудах и более или менее загрязненных ручьях Континента, яйца откладываются у берегов заросших водорослями прудов и рек без течения, в укромных местах под бревнами, пнями или даже в ведрах или других емкостях, при отсутствии которых оба родителя совместно выкапывают что-то вроде гнезда в грязи, что часто требует двух-трех дней непрерывного труда. Самец присматривает за яйцами, а позже собирает детенышей в большие стаи недалеко от берега, по-видимому, заботясь о них, как наседка о своих цыплятах.[675] В *дорах* и *каллихтисах* Южной Америки, согласно Хэнкоку[676] и Випану,[677] строят обычные гнезда из травы или листьев, иногда помещаемые в вырытую в берегу ямку, в которую они укрывают свои яйца и защищают их, самец и самка разделяют этот родительский долг. У аналогичного южноамериканского *коридораса* (*Callichthys*

paleatus), как наблюдал Карбонье,[678] происходит длительное ухаживание, за которым следуют объятия, во время которых самка получает семенную жидкость в своего рода мешочек, образованный складчатыми мембранами ее брюшных плавников; сразу после этого производится пять или шесть яиц, которые попадают в мешочек, чтобы затем быть аккуратно помещенными в укромное место. Эту операцию повторяют много раз, пока не будет отложено общее количество яиц, около 250. В соответствии с этими привычками спаривания грудные шипы самца, которые используются при амплексии, длиннее и сильнее, чем у самки. Эти рыбы моногамны, и оба родителя остаются рядом с гнездом, яростно атакуя любого нападающего. Доктор Р. Семон[679] проводил наблюдения в Квинсленде за повадками *Arius australis*, который строит гнезда в песчаном русле реки Бернетт. Эти гнезда состоят из круглых углублений, похожих на чаши, диаметром около 20 дюймов, на дно которых откладываются яйца, и покрыты несколькими слоями крупных камней. Еще более эффективную защиту своему потомству обеспечивают морские и эстуарийные виды *Arius*,[680] *Galeichthys*,[681] и *Osteogeniosus*,[682] самец, реже самка, вынашивает яйца во рту и глотке; эти яйца, немногочисленные, удивительно крупные, достигающие 17 или 18 миллиметров в диаметре у *Arius commersonii*, рыба трех-четырех футов в длину. По словам Бабучина, *нильские рыбаки также говорят, что*Malopterurus укрывает своих мальков во рту.....

Некоторые из силуридов достигают очень больших размеров. Среди них вид семейства, *Silurus glanis*, "вельс" немцев, его единственный европейский представитель, который встречается на большей части Европы, но отсутствует на Британских островах, Франции, Испанском полуострове и Италии. Наиболее распространен в бассейне Дуная, где иногда достигает длины 10 футов и более и веса 400 фунтов. Это самая крупная пресноводная рыба Европы. Среди самых мелких видов мы должны упомянуть бразильскую "Кандиру", *Vandellia cirrhosa*, 60 миллиметров в длину и 3-4 в диаметре, которая, как полагают, проникает в мочеиспускательный канал купающихся людей и поднимается по нему, привлеченная мочой; рыбу, однажды пробравшуюся в мочеиспускательный канал, невозможно вытащить снова из-за эректильных шипов, которые обрамляют ее жаберныекрышки. Туземцы некоторых частей Амазонки очень боятся этой Рыбы и защищают себя при входе в воду, надевая ножны, сделанные из маленькой, мелко продырявленной кокосовой скорлупы, подвешенной к поясу из пальмовых волокон.[683] Согласно Рейнхардту[684] родственный *Stegophilus insidiosus*, маленькая бесцветная рыбка длиной 30-40 мм из Бразилии и Аргентины, паразитирует в жаберной полости крупных сомов (*Platystoma*). Доктор Ф. Сильвестри заметил, что он сосет кровь из жабр *Platystoma coruscans*, силурида, достигающего в длину 6 футов.

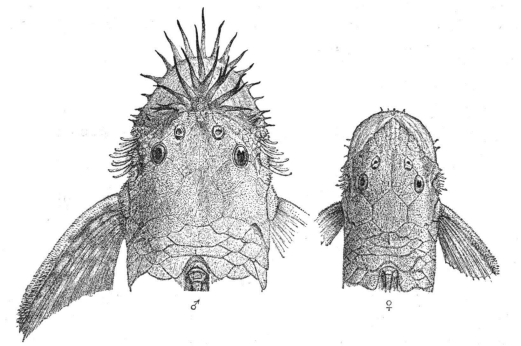


Рис. 359.—Вид сверху голов *Chaetostomus cirrhosus*, самца и самки. (Натуральный размер.)

Семейство 5. Loricariidae.— Отличается от предыдущего сидячими ребрами и отсутствием поперечных отростков в прекаудальных позвонках, которые имеют раздвоенные нервные отростки. Воздушный пузырь всегда сильно уменьшен и заключен в правую и левую костные капсулы, образованные черепом и передними позвонками. Жаберные отверстия - узкие щели. Рот неполнозубый, с более или менее развитыми круглыми губами и слабыми зубными рядами; он используется как присоска, с помощью которой Рыба прикрепляется к любому твердому предмету с такой силой, что его нельзя оторвать без большого труда. Зубы обычно тонкие и двустворчатые. Пища состоит из очень мелкой добычи и более или менее разложившихся органических веществ, кишечник обычно чрезвычайно удлиненный и сильно извитый. Повадки этих рыб известны очень мало, но тот факт, что у самцов многих видов грудные плавники намного сильнее, чем у самок, делает вероятным, что они спариваются подобно *каллихтисам*. У многих видов *Plecostomus*, *Chaetostomus* и *Loricaria*есть и другие половые различия, такие как наличие кожных щупалец на морде (см. рис. 359) или волосоподобных щетинок на различных частях головы и плавниках у самцов, которые обычно большего размера.

Известно около 200 видов, все из тропической и субтропической частей Центральной и Южной Америки. Самый крупный вид (*Chaetostomus gigas*) достигает 2½ футов; многие из них очень маленького размера.[685] Роды могут быть отнесены к двум подсемействам:—

(i) Аргины.—Тело голое; ребра крепкие. *Аргес*, *Стигогенес*, *Астроблепус*.

(ii.) Loricariinae.—Тело покрыто костными пластинами; ребра очень тонкие. *Plecostomus*, *Liposarcus*, *Chaetostomus*, *Cochliodon*, *Pterygoplichthys*, *Rhinelepis*, *Acanthicus*, *Otocinclus*, *Hypoptopoma*, *Loricaria*, *Acestra*.

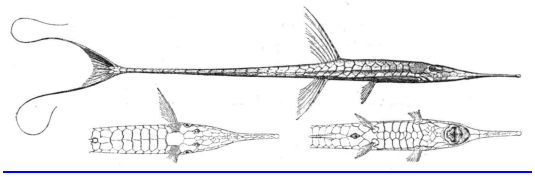


Рис. 360.—*Acestra gladius*, из реки Джуруа, вид головы и туловища сверху и снизу. (⅔ натуральный. размер.)

Считалось, что "пренадильясы" Анд, *Аргес* и *Стигогенес*, обитают в подземных водах в недрах действующих вулканов и выбрасываются вместе с потоками грязи и воды во время извержений, и эту историю повторил Гумбольдт. Дело в том, что они обитают в небольших потоках на больших высотах (до 10 700 футов) и уносятся вниз в периоды возмущений, вызванных извержением вулкана.[686] Представители подсемейства Loricariinae сильно различаются по форме тела, которое может быть коротким и крепким или более или менее стройным, крайности в последнем отношении достигаются видами рода *Acestra*.

Семья. 6. Aspredinidae.—Это семейство также тесно связано с Siluridae. Ребра сидячие, как у Loricariidae, но расположены очень низко в центральной части, а выше имеют сильные поперечные отростки. Крышечная кость полностью отсутствует. Жаберное отверстие сокращено до отверстия перед грудным плавником. Голова сильно вдавлена, а рот заканчивается; хвост очень тонкий; тело голое. Воздушный пузырь большой и свободный, кишечный канал короткий. Четыре рода из Южной Америки: *Aspredo*, *Bunocephalus*, *Bunocephalichthys*, *Dysichthys*. Вид 18. *Aспредо*из гвианских островов, самая крупная форма, достигающая примерно фута в длину, примечательна тем, как самка вынашивает яйца. Кожа нижних частей тела приобретает губчатое состояние в период размножения, и яйца после откладывания прикрепляются к нижней поверхности головы, брюшка и парных плавников, образуя единый слой; каждое яйцо соединяется с кожей матери чашеобразным основанием на ножке, снабженным кровеносными сосудами и покрытым слоем эпителия, образование которого до сих пор не объяснено.[687]

ГЛАВА XXII

КОСТИСТЫЕ (*ПРОДОЛЖЕНИЕ*): SYMBRANCHII—APODES—HAPLOMI—HETEROMI—CATOSTEOMI—PERCESOCES—ANACANTHINI

Подотряд 3. Symbranchii

Угревидные рыбы без парных плавников, со свободной или подвешенной к черепу грудной дугой, с отчетливыми передними позвонками, без вебериевых косточек. Жаберные отверстия сливаются в единую брюшную щель. Воздушный пузырь отсутствует.

Строение черепа соответствует строению черепа типичных малакоптеригий. Предчелюстная и верхнечелюстная кости хорошо развиты, последняя расположена позади первой и образует лишь очень небольшую часть границы рта; симплектика присутствует; теменные кости образуют длинный сагиттальный шов и отделяют лобные кости от надзатылочных. Позвонков очень много, прекаудальный отдел имеет очень крепкие парапофизы, к которым прикреплены короткие, тонкие ребра. Кожа голая (Symbranchidae) или покрыта мелкими чешуйками (Amphipnoidae), а вертикальные плавники рудиментарные, сведенные к простым кожным складкам.

Подобно аподам, на которых они похожи общим внешним видом, эти Рыбы, без сомнения, произошли от какого-то низшего типа с брюшными брюшными плавниками, но от малакоптеригий или от гапломов, у нас пока нет данных, на основании которых можно было бы сделать вывод. Известны только две семьи.

Семейство. 1. Symbranchidae.—Заднебоковая часть хорошо развита, раздвоена, прикреплена к черепу. Обитатели пресных или солоноватых вод Юго-Восточной Азии, Тропической Америки, Австралии и Тасмании. Известны три рода: *Symbranchus* с двумя видами из Индии и Малайского региона и по одному из Центральной и Южной Америки; *Monopterus* с одним видом из Китая, Японии и Малайского региона; и *Chilobranchus* с двумя видами из Австралии и Тасмании. Хотя было замечено, что южноамериканский *Symbranchus* обитает в болотах, которые периодически пересыхают, рыба зарывается в ил, как *лепидосирен*, жабры полностью развиты на четырех жаберных дугах. У *Monopterus*, имеющих сходный образ жизни, жаберные пластинки рудиментарны и расположены только на трех дугах. Известно, что никакого дополнительного дыхательного органа не существует.

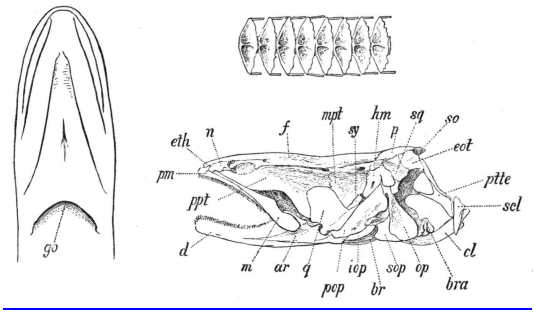


Рис. 361.—*Monopterus javanensis.* Вид головы снизу, с жаберным отверстием (*впереди*): вид снизу на средние прекаудальные позвонки: и вид сбоку на череп и грудную дугу. *ar* - суставные; *br* - жаберно-надкостничные лучи; *br* - жаберные дуги; *cl* - ключица; *d* - зубная кость; *eot* - эпиотический; *eth* - решетчатая кость; *f* - лобная; *hm* - подъязычная кость; *iop* - межлопаточная кость; *m*- верхняя челюсть; *mpt* - метаптеригоидная кость; *n* - носовая; *op* - крышечная кость; *p* - теменная ; *pm*, верхнечелюстная кость; *pop*, предплечье; *ppt*, крыловидно-небная кость; *ptte*, заднебоковая кость; *q*, квадратная кость; *scl*, надключичная кость; *so*, надзатылочная кость; *sop*, субперцовая кость; *sq*, плоская кость; *sy*, симплектическая.

Семейство 2. Амфипноиды.—Заднеприводный отдел отсутствует, плечевой пояс отделен от черепа. Кучия, *Амфипнозная кучия*, единственный представитель этого семейства, обитатель пресных и солоноватых вод Индии и Бирмы, вырастающий до двух футов в длину, примечателен наличием дыхательных мешочков с каждой стороны шеи за головой, сообщающихся с жаберной полостью. Из трех жаберных дуг только вторая обладает

жаберными волокнами; третья поддерживает на своем месте толстую и полупрозрачную ткань; главными органами дыхания являются два маленьких пузыря, напоминающих задние отделы легких змей, которые животное имеет способность наполнять воздухом, непосредственно получаемым из атмосферы. Несмотря на то, что эти мочевые пузыри покрыты обычными покровами, при надувании они представляют собой снаружи два выступа круглой формы. Из всего объема крови, содержащейся в жаберной артерии, одна треть проходит через жабры и дыхательные пузыри, в то время как остальные две трети транспортируются непосредственно от сердца к аорте, не подвергаясь воздействию воздуха.[688] Эта рыба-амфибия, находясь в воде, постоянно поднимается к поверхности для дыхания, и ее часто можно найти лежащей на травянистых берегах прудов на манер змей.

Подзаказ 4. Коды.

Воздушный пузырь, если таковой имеется, сообщающийся с пищеварительным трактом протоком. Верхнечелюстные кости отсутствуют; верхнечелюстные кости, если они присутствуют, разделены по срединной линии сросшимися решетчатой костью и сошником. Грудная дуга, если она присутствует, не соединена с черепом и удалена от него; мезокоракоидная дуга отсутствует. Плавники без шипов, брюшные отростки отсутствуют. Передние позвонки отчетливые, без вебериевых косточек.

Аподы, или угри, - удлиненные змеевидные рыбы с голой кожей или с мелкими чешуйками, вросшими в кожу, жаберные кости маленькие и полностью скрыты под покровом; узкие или крошечные жаберные отверстия; вертикальные плавники, если таковые имеются, сливаются сзади или разделены выступающим кончиком хвоста. Крыловидно-небная дуга часто редуцирована или отсутствует, и отчетливой симптоматики нет; надзатылочная кость небольшая, отделена от лобных костей теменными костями, которые сходятся по средней линии. Позвонков очень много (до 225), и прекаудальные имеют сильные парапофизы, к которым могут прикрепляться короткие тонкие ребра; иногда присутствуют эпиневральные. Пять семейств, на которые делится этот подотряд, демонстрируют замечательные степени упрощения черепа за счет уменьшения или утраты либо верхнечелюстных, либо крыловидно-небных дуг.

Были большие расхождения во мнениях относительно определения костей верхней челюсти у этих рыб. Кювье считал боковые кости верхней челюсти предчелюстными, Оуэн и Ричардсон - небными (по крайней мере, у Muraenas), в то время как Питерс и самые последние авторы идентифицировали их по всему отряду как верхнечелюстные.[689] Вывод, к которому я пришел в результате изучения многочисленных черепов, принадлежащих к различным родам, состоит в том, что предчелюстные кости исчезли у всех, в то время как верхнечелюстные кости сохранились у настоящих угрей (Anguillidae) и исчезли у Muraenidae, их место заняли сросшиеся небно-эктоптеригоидные, которые могут даже присоединяться к подвеске нижней челюсти. Рудиментарная кость, рассматриваемая Якоби как крыловидная у *Muraena helena*, может быть идентифицирована как мета-крыловидная и, следовательно, не опровергает предполагаемую здесь гомологию других элементов неба.

Семейство 1. Anguillidae.— Присутствуют верхние челюсти, разделенные по срединной линии решетчатой костью; присутствует небно-крыловидная кость, соединенная с

подъязычной и четырехглавой; жаберные щели раздельные, открываются в глотку широкими щелями; язык присутствует; жерло далеко удалено от головы.

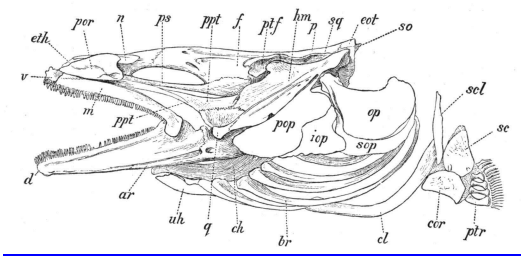


Рис. 362.— Череп и грудная дуга *морского окуня*, вид сбоку. *Ar*, суставные; *br*, жаберно-течевые лучи; *ch*, кератогиальные; *cl*, ключица; *кора*, клювовидная; *d*, зубная кость: *eot*, эпиотическая; *eth*, решетчатая; *f*, лобная; *hm*, подъязычно-нижнечелюстная; *iop*, межлопаточная; *m*, верхняя челюсть ; *n*, носовой; *op*, крышечная; *p*, теменной; *pop*, praeoperculum; *por*, предорбитальный; *ppt*, крыловидно-небный; *ps*, парасфеноидальный; *ptf*, заднелатеральный; *ptr*, крыловидные кости; *q*, квадратный; *sc*, лопатка; *scl* , надключичный; *so*, надзатылочный; *sop*, подглазничный; *sq*, плоскоклювый; *uh*, урохиальный; *v*, сошник.

Распространены по всем морям умеренного и тропического поясов, часто опускаясь на самые большие глубины, немногие заходят в пресные воды. Известно, что многие из них претерпевают очень поразительные метаморфозы, а прозрачные, сильно сжатые личинки (*лептоцефалы*) долгое время были загадкой для натуралистов.

Известно около 150 современных видов, из которых около 50 являются глубоководными формами, встречающимися на глубине до 2500 морских саженей. Скудные ископаемые остатки, относящиеся к современным родам или почти не отличающиеся от них, известны из европейского эоцена. Меловой род *Urenchelys*из Англии и Ливана интересен как представляющий более обобщенный тип, самые задние позвонки которого несут пару расширенных гипуральных костей, что показывает, что дифицерковые угри произошли от рыб с нормальным хвостовым плавником.

Роды многочисленны. Следующие основные:—*Anguilla*, *Simenchelys*, *Ilyophis*, *Conger*, *Coloconger*, *Congromuraena*, *Uroconger*, *Heteroconger*, *Muraenesox*, *Nettastoma*, *Nettophichthys*, *Saurenchelys*, *Nettenchelys* , *Myrus*, *Myrophis*, *Derichthys*, *Chilorhinus*, *Muraenichthys*, *Liuranus*, *Ophichthys*, *Moringua*.

У первых четырех родов мелкие, более или менее линейные рудиментарные чешуйки встроены в кожу, расположены небольшими группами, которые расположены наклонно под прямым углом друг к другу, образуя любопытный узор; но эти чешуйки настолько малы, что ускользают от внимания поверхностного наблюдателя, следовательно, угри были неправильно включены в число Рыб, запрещенных в пищу рецептами Мозаики. У других родов, включая исключительно морских конгеров наших побережий, чешуя действительно отсутствует.

Обыкновенный угорь (*Anguilla vulgaris*) имеет очень широкое распространение, его можно встретить на большей части Европы, в Северной Африке, Азии с умеренным климатом и, возможно, также в Северной Америке к востоку от Скалистых гор, Мексики и Вест-Индии. Его запись в Австралии и Новой Зеландии, вероятно, связана с несовершенством наших знаний о конкретных персонажах. Она не встречается ни в Черном море, ни в впадающих в него реках, что, без сомнения, объясняется сернистостью морского дна, к которой, как мы теперь знаем, этим рыбам пришлось бы прибегать для разведения.

Способ размножения угря долгое время оставался загадкой из-за того факта, что у особей, обитающих в пресной воде, никогда не проявляются зрелые половые железы. Считалось, что они гермафродиты, а внутренние паразиты также породили веру в их живородящую природу. Половые железы самок были впервые исследованы Ратке в 1838 году, но только в 1874 году половые железы самцов были открыты Сырски и вскоре после этого полностью описаны Л. Якоби, который в своем последнем вкладе в эту тему пришел к выводу, что угрям нужна соленая вода для развития их органов размножения, и что это развитие происходит не у побережья, а дальше на большой глубине.

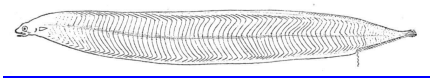


Рис. 363.—Личинка обыкновенного угря, *Leptocephalus brevirostris* из Каупа. (После Каупа.)

Как правило, только на пятый или шестой год угри выходят в море для размножения, которое происходит на больших глубинах — не менее 200 морских саженей. Было замечено, что самцы опережают самок. По окончании сезона размножения угри не возвращаются в пресные воды, но, как полагают, вскоре после этого погибают. Икринки были обнаружены Раффаэле в 1888 году в Неаполитанском заливе, и вскоре после этого Грасси и Каландруччо окончательно решили вопрос о размножении и развитии Рыбы на основе наблюдений, сделанных в Средиземном море. Их выводы резюмируются следующим образом: "Обыкновенный угорь созревает в морских глубинах, где у него появляются глаза большего размера, чем когда-либо наблюдалось у особей, которые еще не мигрировали на большие глубины. Морские пучины - это места его нереста; его икра плавает в морской воде. Развиваясь из яйца, он претерпевает метаморфозу, проходит через личиночную форму, получившую название *Leptocephalus brevirostris*." Сколько времени требуется для развития, еще полностью не установлено, поскольку лептоцефалы редко встречаются на поверхности, большинство образцов, изученных Грасси и Каландруччо, были получены из желудка рыбы-солнца (*Orthagoriscus mola*) в Мессинском проливе; но считается, что молодым угрям, или "эльверам", которые в таком огромном количестве поднимаются по нашим рекам весной и летом ("Угря-фареса"), уже исполнился год. Некоторые особи, по-видимому, проводят всю свою жизнь в пресных водах, но они бесплодны.[690] Экземпляр содержался в заточении в семье французского натуралиста Десмареста более 40 лет, достигнув длины 4½ фута и будучи уже крупного размера на момент его поимки. Угри чрезвычайно прожорливы и наделены необычайным жизненным упорством; они могут много часов жить вне воды, и их часто можно встретить ночью, переползающими по траве лугов из одного пруда или ручья в другой.

Одним из самых замечательных среди глубоководных угрей является курносый угорь (*Simenchelys parasiticus*), который в большом количестве водится у берегов Ньюфаундленда и Азорских островов на глубинах от 200 до 900 морских саженей. Верхнечелюстные и нижнечелюстные кости очень короткие и массивные, снабжены крупными тупыми зубами; голова короткая и по виду напоминает бульдожью, рот маленький и окаймлен толстой круглой губой. Было замечено, что некоторые особи зарываются в мышцы живого палтуса и других крупных рыб, подобно *миксину*.

Семейство 2. Nemichthyidae.— Отличается от предыдущего расположением жерла, которое находится близко к жаберным отверстиям или на небольшом расстоянии от них. Лучи вертикальных плавников соединены тонкой перепонкой вместо того, чтобы быть погруженными в толстую кожу, как у большинства угрей; у некоторых родов челюсти чрезмерно удлиненные, игловидные, иногда загнутые. Глубоководные угри небольшого размера, представленные в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах примерно 10 видами, относятся к 6 родам: *Dysomma*, *Dysommatopsis*, *Nemichthys*, *Spinivomer*, *Serrivomer*, *Gavialiceps*.

Семейство 3. Synaphobranchidae.— Верхние челюсти узко разделены по срединной линии, их конец прочно прикреплен связкой к нижней челюсти; крыловидно-небная дуга отсутствует. Жаберные отверстия снаружи сливаются в единую брюшную щель. Глубоководные рыбы, напоминающие настоящих угрей общей формой и наличием линейных чешуек, расположенных под прямым углом, но отличающиеся отсутствием крыловидно-небной дуги, как у Saccopharyngidae. Известно восемь видов *Synaphobranchus* из Атлантического, Тихого и Индийского океанов, обитающих на глубинах от 200 до 2000 морских саженей.

Семейство 4. Саккофарингидные.— Верхние челюсти, узко разделенные по срединной линии, чрезвычайно удлиненные; рот огромный; крыловидно-небная дуга отсутствует; подъязычно-нижнечелюстная дуга тонкая и подвижно прикреплена к черепу, две кости (подъязычно-нижнечелюстная и четырехглавая), из которых она состоит, могут поворачиваться во всех направлениях; жаберные дуги далеко позади черепа; нет жаберно-головных лучей или глоточных костей.

Необычайно выглядящие глубоководные рыбы, родственные угрям, из которых они, по-видимому, являются еще более деградировавшим типом, поскольку мышцы у них слабо развиты, а скелет не полностью кальцинирован. Рот, снабженный довольно длинными, но слабыми или даже мельчайшими зубами, а также глотка и желудок способны сильно растягиваться, поскольку эти Рыбы способны достать добычу намного крупнее их самих; глаза расположены далеко вперед на голове; хвост чрезвычайно тонкий и удлиненный. Известны четыре рода, каждый с одним видом, из Атлантики: *Saccopharynx*, *Eurypharynx*, *Macropharynx* и *Gastrostomus*. Глубины, на которых они были добыты, варьируются от 389 до 1467 морских саженей, но три из четырех известных экземпляров *саккофаринкса* были подняты на поверхность в результате того, что они проглотили Рыбу, слишком крупную для вместимости желудка. Длина самого крупного экземпляра составляет около 6 футов, из которых хвост составляет почти три четверти.

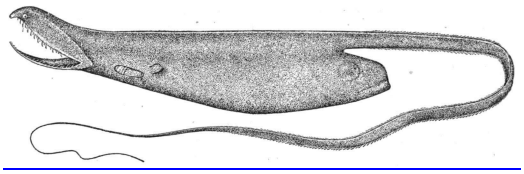


Рис. 364.—*Ампулярный крестец гортани*, ⅓ физ. размер. (After Günther.)

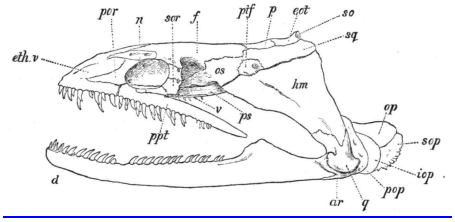


Рис. 365.—Череп *Thyrsoidea meleagris*, вид сбоку, *ar*, суставной; *d*, зубная; *eot*, эпиотический; *eth*, решетчатый; *f*, лобный; *hm*, подъязычно-нижнечелюстной; *iop*, межлопаточный; *n*, носовой; *op*, крышечная; *os*, орбитосфеноид; *p*, теменной; *pop*, praeoperculum; *por*, предорбитальный; *ppt*, крыловидно-небный; *ps*, парасфеноид; *ptf*, заднелатеральный; *q*, квадратный; *so*, надзатылочный; *sop*, подперикулярный; *sor*, суборбитальные; *sq* , чешуйчатый; *v*, сошник.

Семейство 5. Muraenidae.—Верхние челюсти отсутствуют, заменены небно-крыловидной, рот ограничен последней и решетчатой костью; небно-крыловидная кость отделена от подъязычно-нижнечелюстной дуги; жаберные отверстия в глотке узкие; языка нет.

Тело голое, грудные плавники обычно отсутствуют, а жаберная щель представляет собой небольшое круглое отверстие. Верхнечелюстные кости значительно уменьшены в размерах, а грудная дуга может полностью отсутствовать.

Прожорливые морские рыбы, обитающие в тропических и субтропических водах, особенно многочисленны около коралловых рифов. Известно около 120 видов, многие из которых достигают очень больших размеров, а также примечательны своей пестрой окраской. Роды в основном основаны на зубных рядах, которые демонстрируют большое разнообразие; следующие основные:—*Myroconger*, *Enchelycore*, *Muraena*, *Thyrsoidea*, *Lycodontis*, *Pythonichthys*, *Ехидна*, *Channomuraena*. Мураена древних римлян, *Muraena helena*, из Средиземного моря, Восточной Атлантики и соседних частей Индийского океана, встречающаяся исключительно далеко на севере, вплоть до побережья Англии, вырастает до 4 футов, и ее мясо ценилось больше, чем мясо любой другой рыбы, в большом количестве выращиваемой в специально построенных водоемах недалеко от моря и питающейся трупами рабов. *Известно, что Channomuraena vittata* с побережья Кубы достигает длины 8 футов, а *Thyrsoidea macrura*из Индийского океана и Малайского архипелага достигает более 10 футов.

Подзаказ 5. Haplomi.

Воздушный пузырь, если таковой имеется, сообщается с пищеварительным трактом протоком. Верхняя губа хорошо развита. Грудная дуга подвешена к черепу; мезокоракоидная дуга отсутствует. Плавники обычно без, редко с несколькими шипами; брюшные, если имеются. Передние позвонки отчетливые, без вебериевых косточек.

Отсутствие мезокоракоидной дуги отличает Haplomi от Malacopterygii, с которыми их объединяют разные авторы. Они ведут к членистоногим через карподонтид и к низшим акантоптеригиям, таким как Berycidae, через скопелид, стефаноберицид и перкопсидов, о чем свидетельствует строение рта и переднее положение брюшных плавников у некоторых родов, которые, однако, никогда не прикрепляются к грудному поясу. Большинство включенных здесь форм обитают либо в пресной воде, либо в морских глубинах.

Краткий обзор семей.

I. Теменные кости, отделяющие лобные кости от надзатылочных; простые пост-височные; прекаудальные позвонки с аутогенными парапофизами.

Край верхней челюсти образован предчелюстными и верхнечелюстными костями; основание черепа простое; жировой спинной плавник отсутствует ..... 1. *Galaxiidae*.

Край верхней челюсти образован только верхнечелюстными костями; основание черепа двойное; присутствует жировой спинной плавник ..... 2. *Haplochitonidae*.

II. Лобные кости, соприкасающиеся с надзатылочной.

A. Прекаудальные позвонки без парапофизов.

1. Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями.

Тело без или с мелкими чешуйками, обычно с рядами щитков; обычно присутствует жировой спинной плавник ..... 3. *Enchodontidae*.†

Тело чешуйчатое; заднебоковая часть раздвоена; жирового спинного плавника нет; брюшные от 6 до 11 лучей ..... 4. *Пищеводные*.

Тело чешуйчатое; заднебоковая часть не полностью окостенела; грудной плавник без крыловидных костей; жировой спинной плавник отсутствует; брюшные стенки только с 3 лучами ..... 5. *Dalliidae*.

2. Верхние челюсти исключены из границы полости рта.

a. Обычно присутствует жировой спинной плавник; брюшной плавник с 7-10 лучами.

Задне-височный раздвоенный; спинной плавник сформирован из сочлененных лучей ..... 6. *Скопелиды*.

Задне-височный простой; спинной плавник очень длинный, сформирован из тонких, нерасчлененных, простых или раздвоенных лучей ..... 7. *Alepidosauridae*.

б. Отсутствие жирового спинного плавника; голова и рот огромные, зубы слабые; тело голое; брюшные плавники, если они есть, с 5 лучами ..... 8. *Цетомимиды*.

B. Верхнечелюстные позвонки с хорошо развитыми парапофизами; верхние челюсти исключены из оральной каймы.

1. Спинной и анальный плавники без шипов; чешуя циклоидальная или с прямостоячими шипами; жирового плавника нет.

Рот не вытянутый; брюшные плавники далеко выдаются вперед, с 7-17 лучами ..... 9. *Chirothricidae*.†

Рот не вытянутый; брюшные плавники удалены от грудных мышц, с 9 лучами ..... 10. *Kneriidae*.

Рот вытянутый; брюшные плавники, при наличии, с 5-7 лучами ..... 11. *Cyprinodontidae*.

Рот почти не вытянут; брюшные плавники рудиментарные или отсутствуют; жерло близко к жабрам ..... 12. *Amblyopsidae*.

Рот слегка вытянутый; брюшные плавники с 5 или 6 лучами ..... 13. *Stephanoberycidae*.

2. Спинной и анальный плавники с настоящими шипами; гребневидная чешуя; жировая спинка; брюшные плавники с 9 лучами ..... 14. *Перкопсиды*.

Только Ископаемые.

Семейство 1. Galaxiidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя расположена позади первой и беззубая. Теменные кости соприкасаются друг с другом и отделяют лобные кости от надзатылочных; все верхнечелюстные кости хорошо развиты. Основание черепа простое. Ребра вставлены на крепких аутогенных парапофизах; эпиплевральные и эпиневральные мышцы. Простая заднеприводная, прикреплена к эпиотику; присутствует заднеключица. Тело голое. Вертикальные плавники далеко назад; жировой спинной плавник отсутствует. Грудные плавники опущены очень низко. Брюшные, если они есть, с семью лучами. Воздушный пузырь присутствует. Яйцеклетки, попадающие в полость брюшной полости перед извлечением.

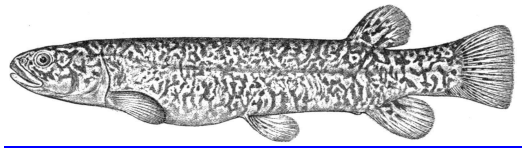


Рис. 366.—*Галаксиас бревипиннис*, из Новой Зеландии, в половину натурального размера.

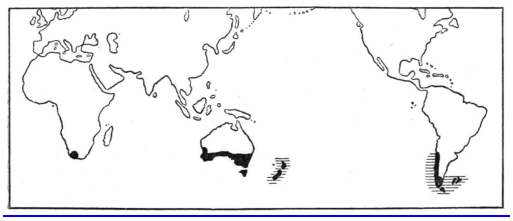


Рис. 367.—Распределение Galaxiidae.

Род *Galaxias* имеет интересное распространение, виды, из которых он состоит, встречаются в пресных водах южного полушария, а именно. 8 в Новой Зеландии и соседних островах, 7 в Новом Южном Уэльсе, 3 или 4 в Южной Австралии, 1 в Западной Австралии, 2 в Тасмании, 7 в Южной Америке, от Чили на юг, и 1 на мысе Доброй Надежды. Считается, что один вид (*G. attenuatus*) даже идентичен в Новой Зеландии, Тасмании, Южной Австралии, на Фолклендских островах и в Южной Америке. Этот вывод, вероятно, верен из того факта, который может объяснить распространение всего рода, что он не ограничивается пресными водами, но встречается также в море. Экземпляры были замечены мистером Рупертом

Валлентином на Фолклендских островах, где рыба известна местным жителям как "Плавки", косяками на мелководье вдоль берега; и, по словам мистера Ф. Э. Кларка, тот же вид в Новой Зеландии периодически спускается в море, где нерестится, с января по март и возвращается с марта по май. Недавно на островах Чатем был обнаружен морской вид. В Новой Зеландии *галаксии* поселенцы называли "Форелью" до завоза лососевых, в то время как мальков *G. attenuatus* употребляют в пищу как "Мальков". Самые крупные виды достигают длины фута. *Неоханна*из Новой Зеландии отличается от галаксий отсутствием брюшных плавников; ее находили в норах, которые она выкапывает на расстоянии от воды.

Семейство 2. Haplochitonidae.— Мелкие пресноводные форелевидные рыбы, во многом сходные с семейством Galaxiidae, с которым они, несомненно, тесно связаны, отличающиеся только большей протяженностью верхнечелюстных костей, которые отделяют верхнюю челюсть от границы рта, двойным основанием черепа (выступы соединяются под мозгом, оставляя канал между ними и парасфеноидом), более короткими парапофизами, которые, подобно нервным дугам верхнечелюстных позвонков, являются аутогенными и при наличии небольшого жирового спинного плавника, противоположного анальному.

Два рода: *Haplochiton*, голые, с единственным видом из Чили, южной оконечности Южной Америки, и Фолклендских островов, и *Prototroctes*, покрытые мелкими чешуйками, из которых один вид обитает в Квинсленде, другой в Южной Австралии и третий в Новой Зеландии. У *гаплохитона*мочеполовое отверстие обоих полов превращается в цилиндрическую трубку, которая скрыта в углублении перед анальным плавником.

Семейство 3. Enchodontidae.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя иногда зубчатая, как и первая. Передние позвонки соприкасаются с надзатылочными; основание черепа простое. Ребра сидячие; передние позвонки без поперечных отростков. Лучистый спинной плавник никогда сильно не расширяется; иногда за ним появляется жировой плавник. Чешуя тонкая или отсутствует, но иногда встречаются продольные ряды щитков, спинные ряды, когда они присутствуют, непарные.

Меловые рыбы, родственные Esocidae и Scopelidae и, по-видимому, более распространенные, чем них. Многочисленные останки из Европы и Северной Америки, относящиеся к 7 родам: *Enchodus*, *Eurypholis*, *Palaeolycus*, *Halec*, *Cimolichthys*, *Prionolepis*.

Семья 4. Пищеводные.— Край верхней челюсти, образованный предчелюстными и верхнечелюстными костями, последняя расположена позади первой и беззубая. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, разделяя небольшие теменные кости; все верхнечелюстные кости хорошо развиты; основание черепа простое. Парапофизов нет, за исключением самых задних преэкаудальных позвонков; эпиплевральных и эпиневральных. Заднебоковой разветвлен, верхняя ветвь прикреплена к эпиотику, нижняя - к экзокципитальному; имеется заднеключица. Вертикальные плавники далеко назад; жировой спинной плавник отсутствует. Грудные плавники опущены очень низко; брюшные от 6 до 11 лучей. Воздушный пузырь присутствует.

Как и у Haplochitonidae, нервная и гемальная дуги представляют собой кости, отличные от центральной части, и хотя парапофизы не развиты, ребра вставлены не в центральную

часть, а на отдельных основаниях, вклинившихся в последнюю.[691] Зубы присутствуют на сошниковой, небной и глоточной костях.

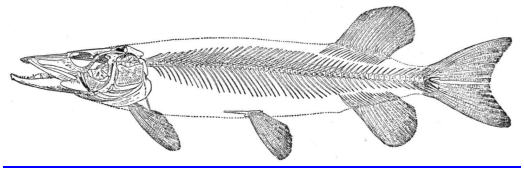


Рис. 368.—Скелет *Эсокса луция*. (В честь Джордана и Эверманна.)

Небольшое семейство плотоядных пресноводных рыб, включая щуку (*Esox*), с хищными повадками, непревзойденными по жадности и прожорливости, а также маленькую и незначительную на вид *тень*, отличающуюся более передним расположением спинного плавника, более крупной чешуей и умеренно большим зевом со слабыми ворсинообразными зубами. Ареал Esocidae ограничен холодными и умеренными районами северного полушария. Помимо хорошо известного *Esox lucius* из Европы, Северной Азии и северных частей Северной Америки, вырастающего до 4 футов в длину, и маскинонги (*E. nobilior*) из северо-востока Северной Америки, достигающего вдвое большей длины, в первый род входят три более мелких вида из Восточной части Соединенных Штатов. Остатки *Esox* были обнаружены в различных пресноводных отложениях Европы еще в олигоцене. *E. lepidotus*, очень совершенные экземпляры которого были найдены в верхнемиоценовых отложениях Энингена в Бадене, отличается от ныне живущих видов гораздо более крупной чешуей и большим приближением брюшного и анального плавников, двух признаков, по которым он приближается к *тени*. Известны только два вида последних: *U. crameri* ("Охотничья рыба") из стоячих вод Австро-Венгрии и *U. limi* ("Илистая рыба"), обитающая в болотах и канавах в Канаде и на северо-востоке Соединенных Штатов, часто оставаясь погруженной в ил степных топей и трясин.

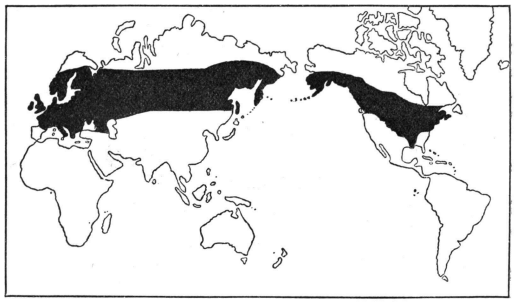


Рис. 369.—Распределение пищеводных.

Семейство 5. Dalliidae.—Род *Dallia*, с единственным видом, обитающим в ручьях и прудах Аляски и Сибири, связан с *Umbra*, но отличается очень тонким и похожим на бумагу скелетом, с несовершенно окостеневшим задним височным отделом и грудным плавником без крыловидных костей или актиностий. Спинной плавник расположен далеко назад и противоположен анальному, как у Щуки. Брюшные плавники состоят всего из трех лучей, а грудных, у которых основание несколько мясистое, их целых 36. Чешуйки чрезвычайно мелкие и частично вросли в кожу. Черная рыба, *D. pectoralis*, в изобилии водится в сфагновых прудах, питаясь растениями и червями и являясь основной пищей аборигенов

некоторых частей Северной Аляски, где, за исключением лососевых, это единственная пресноводная рыба. Тернер, его первооткрыватель, говорит, что его живучесть необычайна: черная рыба может оставаться замороженной в корзинах неделями, а когда ее разморозят, она будет такой же живой, как и прежде, потому что собака проглотила ее замороженной, разморозила от тепла желудка, и ее вырвало живой.

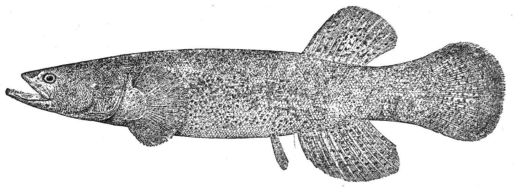


Рис. 370.—*Грудная кость*, ½ натуральной величины. (В честь Л. М. Тернера.)

Семейство 6. Scopelidae.—Верхнечелюстные кости сильно удлинены и полностью отделяют верхние челюсти от границы рта. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, иногда частично прикрыта теменными костями; все верхнечелюстные кости хорошо развиты. Основание черепа простое. Ребра сидячие; парапофизы на прекаудальных позвонках отсутствуют; эпиплевральные и эпиневральные позвонки. Пост-височная раздвоена, верхняя ветвь соприкасается с эпиотической или надзатылочной, нижняя - с опистотической; присутствует постключица. Часто встречается жировой спинной плавник; на голове и теле часто присутствуют светящиеся пятна. Брюшные плавники с 7-10 лучами. Воздушный пузырь иногда отсутствует.

Большое семейство (более 100 известных ныне живых видов), в основном пелагических и глубоководных рыб. Описано большое количество типов ископаемых.

Последние роды:

A. Без фотофоров: *Saurus*, *Saurida*, *Bathysaurus*, *Harpodon*, *Scopelarchus*, *Aulopus*, *Odontostomus*, *Omosudis*, *Sudis*, *Paralepis*, *Bathypterois*, *Benthosaurus*, *Chlorophthalmus*, *Ipnops*. B. Со светофорами: *Scopelus*, *Dasyscopelus*, *Neoscopelus*, *Scopelengys*, *Nannobrachium*, *Scopelosaurus*.

Ископаемые роды:

A. Меловой период: *Sardinioides*, *Acrognathus*, *Leptosomus*, *Sardinius*, *Dactylopogon*, *Nematonotus*, *Microcoelia*, *Opisthopteryx*, *Apateodus*, *Rhinellus*. B. Эоцен, олигоцен и миоцен: *Omiodon*, *Скопелоидес*, *Параскопелус*, *Анаптерус*.

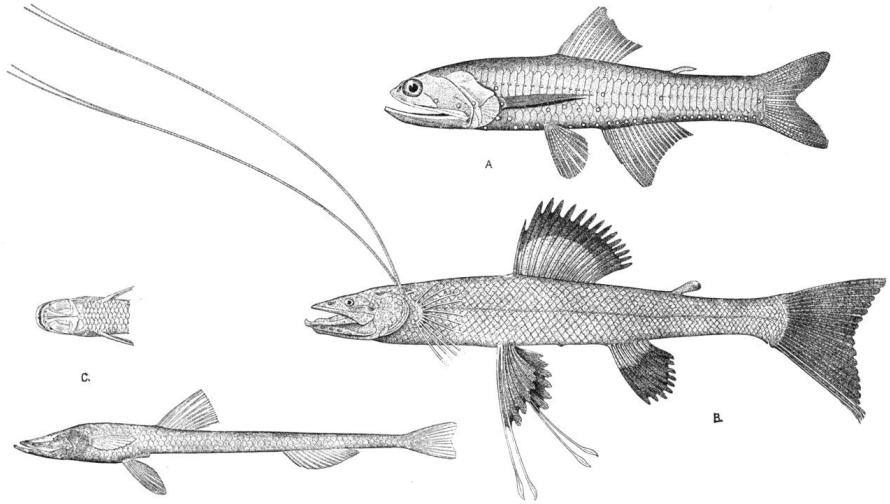


Рис. 371.—**A**, *Scopelus crocodilus* (в честь Гуда и Бина). **B**, *Батиптеруа дубиус* (по имени Коллетт). **C**, *Ipnops murrayi*, вид головы сзади (в честь Гуда и Бина).

Представители этого Семейства сильно различаются по форме, и среди них можно найти некоторые из наиболее любопытных приспособлений к батибиальному существованию. Одним из наиболее известных является *Harpodon nehereus*, который, когда его добывают, ярко фосфоресцирует по всему телу; в соленом и сухом виде это "бомбейская утка", деликатес, который едят с карри и который в больших количествах экспортируют с западного побережья Индии. Известно, что он не встречается на большой глубине и даже не ограничен морем, будучи очень распространенным в реках и устьях рек Бенгалии и Бирмы; в то время как родственный вид, *H. squamosus*, встречается в Индийском океане на глубинах от 120 до 300 морских саженей. У *батиптероидов* глаза очень маленькие; некоторые лучи парных плавников чрезмерно удлинены, действуя как органы осязания и компенсируя уменьшение глаз. Сэр Джон Мюррей заметил о *B. longipes*: "Когда их вынимали из трала [с глубины 2650 морских саженей], они всегда были мертвыми, а длинные грудные лучи возвышались над головой дугой, требуя значительного давления, чтобы заставить их лежать вдоль тела; в вертикальном положении они напоминали пеннатулид, таких как *зонтики*". У *Ipnops*, который в общих чертах напоминает большеглазого *Chlorophthalmus gracilis*, верхняя поверхность широкой лопатообразной морды занята светящимся органом, разделенным в продольном направлении на две симметричные половины, а глаза отсутствуют, если только, как предполагалось вначале, этот необычный орган не является их модификацией; но исследование профессора Мозли, по-видимому, не вызывает сомнений, что это особая форма фосфоресцирующего органа, целью которого было бы привлекать других существ к широкому рту Рыбы, которая, живя в обитатель морских бездн, лишенный органов зрения и осязания, испытывал бы большие трудности в добывании себе пищи. *Одонтостомус*с очень большим глазом, который может быть повернут вверх и вбок, и огромными сжатыми изогнутыми зубами, зазубренными на кончике и вдавливаемыми назад, является одним из немногих скопелид, у которых чешуя полностью отсутствует.

Многочисленные виды (около 50) *скопелусов* и их союзников представляют собой средних размеров или мелкие пелагические и глубоководные формы, обитающие почти во всех морях, некоторые выходят на поверхность ночью, в то время как другие обитают на больших глубинах; они примечательны серией фосфоресцирующих пятен (фотофоров) на теле, а у некоторых видов также на голове, где они могут образовывать большие пятна на морде. Расположение этих фотофоров очень определенное, и оно использовалось для разделения этих рыб на роды или подроды.[692] Брюшные плавники расположены более выдвинуто вперед, чем у большинства других представителей Семейства.

Семья 7. Алепидозавриды.Признаки, как у предыдущих, но надвисочный простой, прикреплен к опистозу, а спинной плавник очень длинный, образован тонкими, нерасчлененными, простыми или раздвоенными лучами, простирающимися почти по всей длине спины, за которыми следует небольшой жировой плавник. Воздушный пузырь отсутствует, а тело лишено чешуи. Скелет слабо окостенел; зубной ряд очень мощный, некоторые зубы на небе и нижней челюсти очень сильно увеличены. Известно 4-5 видов, обитающих на значительных глубинах Атлантического и Тихого океанов, которые можно отнести к одному роду, *Alepidosaurus* или *Plagyodus*. *A. ferox*из Атлантики достигает длины 4 футов.

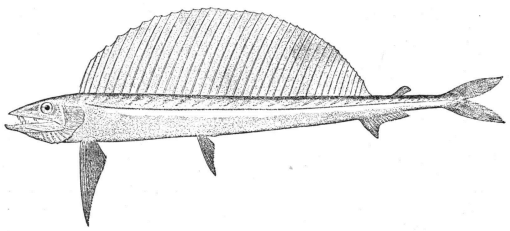


Рис. 372.—*Alepidosaurus ferox*, ⅛ нац. размер. (В честь Гуда и Бина.)

Семейство 8. Cetomimidae.—Сходство недавно открытых родов *Rondeletia* и *Cetomimus*, глубоководных рыб из Северной Атлантики, обитающих на глубинах от 1000 до 1600 морских саженей, все еще остается неопределенным, поскольку скелет исследовать не удалось; вероятно, они наиболее близки к Scopelidae. Голова огромная, с очень широким зевом, что у *цетомимуса* наводит на мысль о голове настоящего кита; зубы мелкие и крупнозернистые; жаберные отверстия очень широкие; тело более или менее сжатое и без чешуи; спинной и анальный плавники расположены напротив друг друга; жировой спинной плавник отсутствует. У *Rondeletia* глаза умеренно большие, и присутствуют брюшные плавники с 5 лучами; у *Cetomimus*глаза очень маленькие, а брюшные плавники отсутствуют.

Семейство 9. Chirothricidae.Предчелюстные кости тонкие и шиловидные, полностью исключая верхние челюсти от верхней границы рта; челюсти со слабыми зубными рядами или беззубые; оперкулярный аппарат полный. Прекаудальные позвонки с прочными парапофизами, к которым прикреплены ребра. Брюшные плавники далеко выдаются вперед.

Эти рыбы, три ископаемых рода которых известны из мелового периода Германии и Сирии, по-видимому, родственны Scopelidae, от которых их отличают сильные парапофизы. *Хиротрикс* примечателен своими чрезмерно увеличенными брюшными плавниками, насчитывающими около 17 лучей; ранние описатели приняли эти плавники за грудные мышцы. У *Telepholis* и *Exocoetoides*брюшные плавники меньше грудных и состоят всего из 7 или 8 лучей; у первых спинная область защищена покровом из маленьких, тонких, округлых или многоугольных кожных щитков, на каждом из которых имеется срединный бугорок.

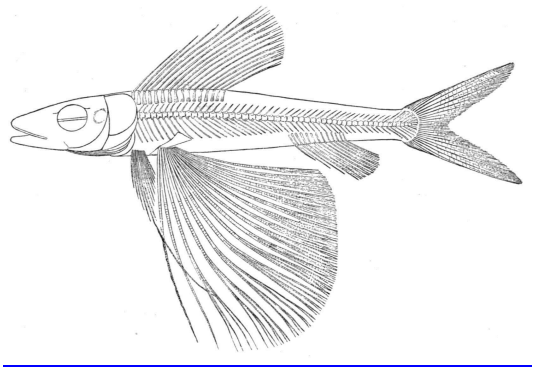


Рис. 373.—*Chirothrix libanicus*, отреставрирован А. С. Вудвордом.

Семейство 10. Kneriidae.— Край верхней челюсти образован переднечелюстными; рот беззубый, не вытянутый. Теменные кости разделены надзатылочной. Глоточные кости беззубые. Прекаудальные позвонки с парапофизами. Тело покрыто мелкой чешуей. Брюшные мышцы с 9 лучами. Жировой спинной плавник отсутствует. Воздушный пузырь присутствует.

Род *Kneria* включает два вида из пресных вод тропической Африки, один из Анголы, другой из Восточной Африки.[693] Маленькие рыбы, похожие на гольцов, длиной от двух до четырех дюймов, с верхней челюстью, выступающей за пределы рта, которая нижняя и поперечная; усиков нет; жаберные перепонки полностью приросли к перешейку, жаберное отверстие представляет собой довольно узкую вертикальную щель; спинной и анальный плавники короткие, первый противоположен или почти противоположен брюшным; морда самца (?) из *K. angolensis* описывается как окруженный небольшими шиповидными наростами; кишечный тракт имеет несколько извилин.

Семейство 11. Cyprinodontidae.—Рот вытянутый, верхние челюсти не выходят за пределы ротовой полости; зубы в челюстях и на глоточных костях; крыловидно-небная дуга слабая или рудиментарная; все верхнечелюстные кости хорошо развиты. Основание черепа простое. Верхнечелюстные позвонки с мощными парапофизами, несущими ребра; эпиплевральные позвонки расположены на ребрах. Задневисочный раздвоенный. Брюшные органы, если они есть, с 5-7 лучами. Жировой спинной плавник отсутствует. Воздушный пузырь иногда отсутствует.

С физиологической точки зрения это семейство можно разделить на плотоядные формы с коротким пищеварительным трактом и фитофаговые или лимнофаговые, у которых кишечник образует многочисленные кольца. К первому подразделению принадлежат ныне живущие роды *Cyprinodon*, *Characodon*, *Tellia*, *Haplochilus*, *Fundulus*, *Rivulus*, *Cynolebias*, *Orestias*, *Empetrichthys*, *Jenynsia*, *Pseudoxiphophorus*, *Belonesox*, *Gambusia*, *Anableps*, среди существующих форм, и ископаемые роды *Prolebias* (олигоцен и миоцен) и *Pachylebias* (миоцен); ко второму относятся ныне живущие роды *Poecilia*, *Mollienesia*, *Platypoecilus* и *Girardinus*. *Procatopus*, близкий родственник *Haplochilus*, недавно обнаруженный в Южном Камеруне, примечателен тем, что брюшные плавники выдвинуты далеко вперед, ниже грудных.

Это маленькие или очень маленькие рыбки,[694] лишь немногие достигают длины около фута, обитают в пресных или солоноватых водах, внешне узнаваемы по плоской голове с вытянутым ртом, обычно крупной чешуе и отсутствию хорошо развитой боковой линии. Зубы сильно различаются по форме: кардиовидные, ворсинообразные или сжатые, двустворчатые или трехстворчатые; небо либо беззубое, либо зубы присутствуют на сошнике. Известно около 200 видов, в основном с американского континента, и только около 30 известны из других частей света, а именно. Южная Европа, Южная Азия и Япония, а также Африка. У многих видов полы непохожи: самка крупнее и менее ярко окрашена, с меньшими плавниками; анальный плавник самца может быть видоизменен в интромагнитный орган, посредством которого происходит внутреннее оплодотворение, яйцеклетки развиваются в своего рода матке, которую детеныши покидают на более или менее продвинутой стадии роста. Наиболее любопытным из карподонтид является род *Anableps*из Центральной и Южной Америки, рыбы, плавающие на поверхности, сильно выступающие глаза которых разделены горизонтальной полоской конъюнктивы на верхнюю часть, приспособленную для видения в воздухе, и нижнюю - для видения в воде, а зрачок разделен сужением на две части; у более крупных видов длина достигает фута.

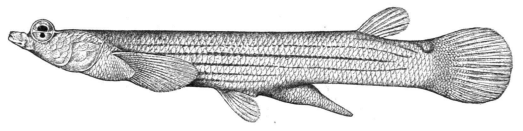


Рис. 374.—*Anableps tetrophthalmus*, самец, ½ натр. размер.

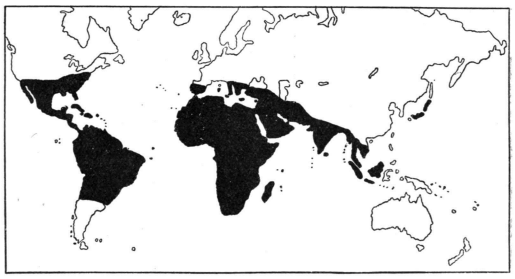


Рис. 375.—Распределение семейства карповых.

Семейство 12. Amblyopsidae.—Рот почти не вытянут, верхние челюсти не выходят за пределы ротовой полости; зубы мелкие, на челюстях и небе, а также на костях глотки. Преэкаудальные позвонки с очень сильными парапофизами, несущими ребра на своей верхней поверхности; эпиплевральные позвонки расположены на ребрах. Брюшные плавники рудиментарные или отсутствуют. Жерло яремное, близко к жаберным щелям. Воздушный пузырь присутствует.

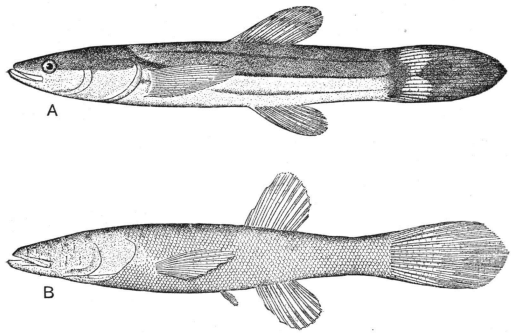


Рис. 376.—**А**, *Chologaster cornutus*, и **Б**, *Amblyopsis spelaea*, нац. размер. (В честь Джордана.)

Маленькие яйцеживородящие рыбы, тесно связанные с карподонтидами и, очевидно, произошедшие от них, размером от 1 до 5 дюймов, обитающие в канавах и небольших ручьях или ограниченные подземными водами известняковых пещер в Соединенных Штатах к востоку от Скалистых гор. Известно шесть видов, относящихся к трем родам. У *Chologaster* глаза хорошо развиты, а тело окрашено. *C. cornutus* обитает в низинных ручьях и болотах Южноатлантических штатов, от Вирджинии до Флориды; *C. agassizii* встречается в подземных ручьях Кентукки и Теннесси; а *C. papilliferus* встречается под камнями в источниках юго-западного Иллинойса. У *Amblyopsis* и *Typhlichthys*, которые, очевидно, произошли от первых или от форм, тесно связанных с ними, глаза рудиментарные и более или менее скрыты под кожей, а тело бесцветное. *Amblyopsis spelaea* широко распространен в пещерах к востоку от Миссисипи, как к северу, так и к югу от реки Огайо; обычен в реке Стикс у Мамонтовой пещеры. *Typhlichthys subterraneus* встречается вместе с последним видом в пещерах к востоку от Миссисипи, но ограничен южным берегом реки Огайо, в то время как *T.*. (*Troglichthys*) *rosae* встречается в пещерах к западу от реки Миссисипи. О *Amblyopsis spelaea*покойный профессор Коуп заметил: "Если этих амблиопсисов не потревожить, они всплывают на поверхность, чтобы покормиться, и плавают у всех на виду,

как белые водные призраки. Затем их легко поймать рукой или сачком, если сохраняется полная тишина, поскольку они не осознают присутствия врага, кроме как посредством слуха; это чувство, однако, очевидно, очень острое, поскольку при любом шуме они внезапно поворачивают вниз и прячутся под камнями и т.д. На дне ". Доктор Гарман, напротив, считает, что такое чувство вряд ли может быть развито в укромных уголках, где мы привыкли думать, что любые звуки, кроме тех, которые издает журчащая или капающая вода, почти неизвестны, и что это происходит через осязание, а не через дыхание. слыша, что Рыба потревожена. Фактически, голова снабжена большим количеством тактильных сосочков, расположенных в виде поперечных гребней, снабженных нервными волокнами, которые, очевидно, компенсируют потерю органа зрения.[695]

Семейство 13. Stephanoberycidae.Это семейство до сих пор помещалось рядом с Berycidae, среди Acanthopterygii, но в спинном и анальном плавниках нет остистых лучей; а брюшные, образованные одним простым и четырьмя или пятью разветвленными лучами, являются брюшными. Род *Stephanoberyx*, включающий два вида из Атлантики, обитающих на глубинах от 535 до 2949 морских саженей, характеризуется большой, толстой, похожей на пещеру головой с тонкими костными гребнями, несущими позвоночник, большим ртом, окаймленным выступающими верхнечелюстными костями, за которыми находятся большие челюсти, короткой спинной и короткой анальной, противоположными друг другу за брюшными, и телом, покрытым слабо усеченными чешуйками, каждая из которых несет в центре одну или несколько прямостоячих. шипы. Самый крупный экземпляр имеет размер 6 дюймов. *Малакосарк*, небольшая рыба из Тихого океана, обитающая на глубинах 2350 и 2425 морских саженей, очень близка к *стефаноберикс*, но ее чешуя очень тонкая и циклоидальная. Поразительное сходство, которое имеет голова с головой Berycid *Melamphaes*, может быть просто случаем конвергенции, и следует иметь в виду, что к этому внешнему виду приближаются некоторые виды *Scopelus*, с которыми первоначально путали *Malacosarcus* и *Melamphaes*. Преэкаудальные позвонки снабжены парапофизами. Я установил на образце *Stephanoberyx monae*, что воздушный пузырь соединен с дорсальной стороной желудка коротким и сравнительно широким протоком.

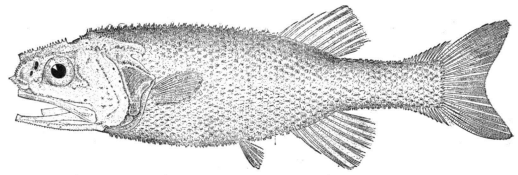


Рис. 377.—*Stephanoberyx gillii*, нац. размер. (В честь Гуда и Бина.)

Семейство 14. Percopsidae.— Край верхней челюсти образован верхнечелюстными; рот маленький, не вытянутый, зубчатый; небо беззубое. Надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, разделяя малые теменные кости. Основание черепа простое. Большая часть преэкаудальных позвонков с парапофизами, на верхней поверхности которых расположены ребра; эпиплевральных позвонков нет. Задне-височная раздвоена; присутствует заднеключица; лопаточное отверстие в лопатке, в которое вставлены три крыловидных отростка в форме песочных часов, четвертый вставлен на клювовидной кости. Спинной плавник с двумя настоящими шипами; анальный с одним или двумя; брюшные мышцы далеко выдаются вперед, с 9 лучами; грудные мышцы расположены

довольно высоко. Небольшой жировой спинной плавник. Тело покрыто сильно гребневидными чешуйками. Присутствует воздушный пузырь (с открытым протоком).

Это наиболее интересная группа рыб из-за сходства, которое они имеют с окунями, и поэтому они были возведены в ранг подотряда Salmopercae Джорданом и Эверманном, которые рассматривают их как "архаичных рыб, реликты некоторой более ранней фауны, и, по-видимому, произошли непосредственно от вымерших переходных форм, через которые Haplomi и Acanthopteri произошли от союзников Isospondyli [Malacopterygii]". С другой стороны, анализ их признаков показывает, что они принадлежат к гапломам, из которых они могут рассматриваться как высокоспециализированные представители, эволюционировавшие в направлении Acanthopterygii.

Известны только два рода, в каждом из которых по одному виду: *Percopsis* из рек и ручьев Канады и северо-востока Соединенных Штатов и *Колумбия*, совсем недавно обнаруженный в песчаных или заросших водорослями лагунах вдоль реки Колумбия. Эти рыбы небольшого размера, не превышают 6 дюймов в длину. Их икринки необычайно крупные.

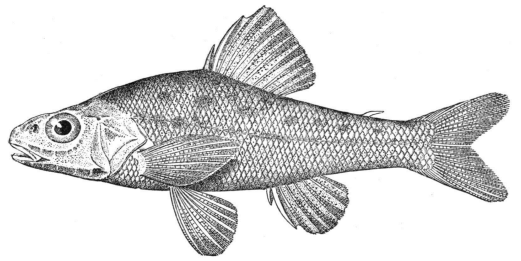


Рис. 378.—*Columbia transmontana*, натуральный размер. (После Эйгенмана.)

Подпорядок 6. Гетероми.

Воздушный пузырь без открытого протока. Крылышко хорошо развито; теменные кости отделяют лобную кость от надзатылочной. Грудная дуга подвешена к надзатылочной или эпиотической кости, заднеприводная маленькая и простая или заменена связкой; мезокоракоид отсутствует. Брюшные брюшные плавники, если таковые имеются.

Halosauridae и Notacanthidae - глубоководные рыбы неясного родства. По брюшному положению многолучевых брюшных плавников и при отсутствии мезокоракоидной дуги они совпадают с гапломами; но если, как заставляют нас полагать исследования Гюнтера,[696] действительно нет открытого сообщения между воздушным пузырем и пищеварительным трактом, их следует удалить из этого физостомического подотряда. У этих двух семейств много общих черт, таких как прикрепление и структура грудной дуги, которая лишена постключицы, расположение грудных плавников высоко по бокам, сильные парапофизы, расположенные очень низко в центре позвонков, протяженность теменных костей, которые соединяются сагиттальным швом и отделяют лобные кости от надзатылочных. Недавнее открытие третьего семейства, Lipogenyidae, которое по строению спинного плавника занимает промежуточное положение между двумя другими, сократило разрыв между

лиомерными (Halosauridae) и гетероми (Notacanthidae) жаберных, которые я предложил объединить в подотряд под последним названием.

Эти рыбы, без сомнения, произошли от форм, у которых существовал отдельный хвостовой плавник; такой тип, должно быть, находился рядом с Dercetidae, как определено А. С. Вудвордом, которые могут быть временно помещены здесь.

Малоизвестная рыба из меловых отложений горы Ливан, *Pronotacanthus sahelalmae*, по-видимому, имеет некоторое сходство с *Notacanthus*, и была отнесена к тому же семейству; но ее признаки недостаточно определены, чтобы без сомнения отнести ее к этому подразделению.

Есть пятое семейство, которое может входить в этот подотряд: Fierasferidae, строение которых было изящно описано и прорисовано Эмери.[697] До сих пор размещенные вместе с Ophidiidae или рядом с ними, они сильно отличаются от них, а также от всех акантоптеригиевых, строением черепа: надзатылочная кость отделена от лобной теменными костями, которые образуют длинный срединный шов. Это особенность, которая наблюдалась только у рыб с брюшными плавниками, и хотя полное отсутствие этих плавников у *Fierasfer* лишает нас важного критерия при определении их сходства, я склонен рассматривать это семейство как происходящее от "брюшного" типа. Строение грудной дуги имеет много общего с таковым у галозавров, и, несмотря на интерпретацию, которая была дана костям задней части черепа у последнего типа, то же самое в общих чертах можно сказать и о черепе.

Как указал Эмери, само переднее расположение жерла у Fierasferidae напрямую связано с любопытным образом жизни этих рыб, и аналогичное состояние, полученное в различных семействах, таких как Gymnotidae, Nemichthyidae, Amblyopsidae, показывает, что это признак, имеющий относительно небольшое систематическое значение.

Краткий обзор семей.

Заднее отверстие.

a. Отчетливый хвостовой плавник; обычная чешуя маленькая или отсутствует, но щитки по бокам увеличенные ..... 1. *Dercetidae*.†

b. Хвост сужается к концу; чешуя циклоидальная.

Шипов нет; спинной плавник короткий, анальный очень длинный ..... 2. *Halosauridae*.

Плавники с шипами, спинной короткий, анальный длинный ..... 3. *Lipogenyidae*.

Спинной плавник сформирован из ряда шипов, анальный длинный, частично из шипов, частично из мягких лучей ..... 4. *Notacanthidae*.

Б. Жерло сразу за жаберным отверстием; хвостовой плавник отсутствует; чешуя отсутствует ..... 5. *Fierasferidae*.

Семейство 1. Dercetidae.Тело сильно удлиненное; обычные чешуйки маленькие или отсутствуют, но два или более непрерывных ряда увеличенных щитков вдоль каждой стороны; рот большой, предчелюстные кости, по-видимому, образуют большую часть верхней границы рта, которая усеяна зубами; оперкулярный аппарат полный. Спинной

плавник более или менее удлиненный, без шипов; анальный короткий, хвостовой отделен; брюшные плавники с не менее чем 7 или 8 лучами.

Dercetis, *Leptotrachelus*, *Leptecodon*, *Pelargorhynchus* и *Stratodus*из верхнего мелового периода Европы, Сирии и Северной Америки.

Семья. 2. Halosauridae.Тело удлиненное, покрыто циклоидной чешуей, хвост сужается к концу, без хвостового плавника; голова с чешуей; рот умеренный, окаймлен верхнечелюстными железами, обе зубчатые; подглазничные кости крупные; передняя челюсть рудиментарная. Спинной плавник короткий, образован мягкими лучами, выше или немного позади брюшных, которые расположены довольно далеко назад, и образован из 9 или 10 лучей; анальный очень длинный, без шипов, простирающийся до конца хвоста. Яичники поперечно слоистые, яйцеклетки попадают в брюшную полость. Известно около 10 живых видов, относящихся к трем родам, обитающих в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах на глубинах от 500 до 1400 морских саженей.

У *Halosaurus* чешуя боковой линии, проходящей вблизи нижнего профиля, едва увеличена и лишена светящихся органов. *Halosaurichthys* отличается соединением брюшных плавников друг с другом, как у *Notacanthus*. У *Halosauropsis* чешуйки боковой линии сильно увеличены, имеют мешковидную форму и снабжены фотофорами.

Это древнее семейство, представленное в верхнем меловом периоде Вестфалии *ехидноцефалами*, которые, как показал А. С. Вудворд, по-видимому, были тесно связаны с *галозаврами*.

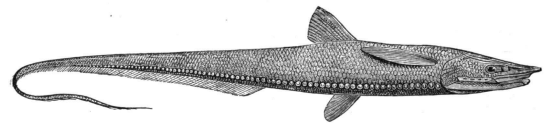


Рис. 379.—*Halosauropsis macrochir*, ⅓ нац. размер. (After Günther.)

Семейство 3. Lipogenyidae.—Похожи на предыдущие по форме и положению спинного плавника, но с беззубым, округлым, нижним ртом с присоской, а также с коротким спинным и длинным анальным, образованными частично из шипов и частично из мягких лучей. Голова и тело покрыты мелкой чешуей; боковая линия ближе к спинному профилю, чем к брюшному. Брюшные кости с 3 шипами и 7 мягкими лучами. Единственный вид, *Lipogenys gillii*, из Северной Атлантики, 865 морских саженей.

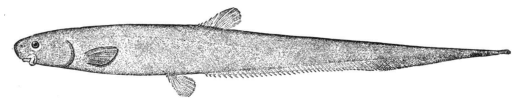


Рис. 380.—*Lipogenys gillii*. (По Гуду и Бину.)

Семейство 4. Notacanthidae.Тело удлиненное, покрыто очень мелкой циклоидной чешуей, хвост сужается к концу, без хвостового плавника; голова чешуйчатая; рот маленький, нижний, окаймлен только верхнечелюстными костями; челюсти зубчатые; подглазничных костей нет; предглазничная кость маленькая; задняя височная кость заменена связкой. Спинной плавник образован рядом коротких разрозненных шипов; анальный очень длинный, частично состоящий из шипов и частично из мягких лучей, простирающийся до конца хвоста. Брюшные кости с 1-5 шипами и 7-10 мягкими лучами.

Два рода: *Notacanthus*, с соединяющимися брюшками и от 6 до 12 спинными шипиками; и *Polyacanthonotus*, с разделенными брюшками и от 27 до 38 спинными шипиками. Девять видов, обитающих в Средиземноморье, Атлантике и Тихом океане, на глубинах от 400 до 1875 морских саженей.

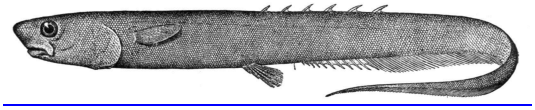


Рис. 381.—*Нотакантус бонапартий*, ½ нац. размер. (Вслед за Вайантом.)

Семейство 5. Fierasferidae.Тело удлиненное или чрезвычайно утонченное, голое, хвост сужается к концу или усечен, без отчетливо выраженного хвостового плавника; рот маленький, нижний, окаймлен верхнечелюстными костями; челюсти зубчатые; подглазничные кости отсутствуют; передняя челюсть хорошо развита. Спинной и анальный плавники очень длинные, доходящие до конца хвоста, и полностью сформированы из мягких лучей. Брюшные плавники отсутствуют. Жаберное отверстие расположено сразу за жаберным отверстием. Воздушный пузырь с мышечным аппаратом для расширения его передней части.

Единственный род, *Fierasfer*, насчитывающий около 10 видов, распространен почти во всех теплых и тропических морях, редко встречается так далеко на север, как западное побережье Ирландии. *Энчелиофис*, без грудных плавников, является личиночной формой *огнеземель*.

Фиерасфера проводит большую часть своего существования внутри голотурий и других иглокожих, а также в двустворчатых моллюсках. Было замечено, что голотурии проникают в организм через заднее или анальное отверстие, либо головой вперед, либо хвостом вперед, в последнем случае пользуясь всасыванием, которое происходит попеременно с выталкиванием воды через это отверстие; он остается возле заднего прохода, из которого высовывает голову в поисках пищи за пределами своего хозяина. Это не настоящий паразит, не комменсал и не мутуалист в том смысле, который вкладывает в эти термины Ван Бенеден, а просто жилец, "инквилино", как выразился Эмери. Земпер, однако, рассматривает *Encheliophis vermicularis* как настоящего паразита, питающегося внутренностями голотурии, в которой он обитает. Патнэм исследовал восемь образцов *фиерасферы* из Панамского залива, которые были получены живыми из жемчужных устриц, а также один экземпляр,

красиво заключенный в перламутровую оболочку, нанесенную на него устрицей; аналогичный образец хранится в Британском музее.

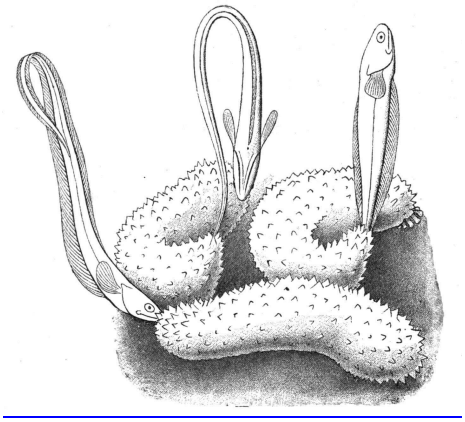


Рис. 382.—*Fierasfer acus*, проникающий в голотурий, ⅔ нац. размер. (После Эмери.)

Подзаказ 7. Катостеоми.

Воздушный пузырь, при наличии, без открытого протока. Теменные кости, при наличии, разделены надзатылочной. Грудная дуга подвешена к черепу; мезокоракоидная дуга отсутствует; клювовидная дуга обычно очень большая. Брюшные плавники, если таковые имеются, брюшные или тазообразные, прикрепленные к клювовидным костям.

Рот маленький и ограничен верхнечелюстными артериями или верхнечелюстными артериями и небольшой частью верхнечелюстных артерий. Воздушный пузырь присутствует, за исключением Solenostomidae и Pegasidae.

Следуя предложениям Кнера, Штайндахнера и Коупа до их логического завершения, А. С. Вудворд в своем ценном каталоге ископаемых рыб в Британском музее объединил лофобранхов Кювье с гемибранхами Коупа, что представляется полностью оправданным и получило дальнейшую поддержку со стороны недавних исследований Суиннертона,[698] который предложил объединить две группы под новым названием Thoracostei. Название Phthinobranchii также было предложено О. П. Хэем для обозначения той же ассоциации. Строение лофобранхий (Solenostomidae и Syngnathidae) показывает, что эти рыбы являются лишь чрезвычайно специализированными формами группы, хорошо известным типом которой являются колюшки, и характер "хохлатых" жабр сам по себе, безусловно, не имеет достаточно большого значения, чтобы оправдать сохранение лофобранхий в качестве подразделения, эквивалентного подотрядам, принятым в настоящей классификации. Кроме того, как недавно указал А. Хуот,[699] между так называемыми хохлатыми жабрами и нормальным типом нет принципиального различия, а только одно в степени; каждый "хохолок" соответствует одной жаберной пластинке, и на определенной стадии развития расположение жаберной пластинки одинаково у *сингнатуса* и обыкновенного костистого. Недавно я попытался показать[700], что Lampridіdae родственны гемибранхиям, хотя и достаточно различны, чтобы оправдать создание подразделения, названного Selenichthyes.[701]

КРАТКИЙ ОБЗОР СЕМЕЙ.

I. Praeoperculum и symplecticum различны; жаберный аппарат полностью развит; жабры запекшиеся; рот конечный, беззубый; задняя височная часть раздвоенная, свободная; кости таза соединены дугой лопатки; брюшные плавники с 15-17 лучами; ребра длинные, сидячие; плавники без шипов (SELENICHTHYES) ..... 1. *Лампридиды*.

II. Верхнечелюстная и симплектическая части различимы, последняя сильно удлинена; жаберный аппарат более или менее редуцирован; жабры пектиновые; заднебоковая часть простая, неподвижная; ротовой терминал (ГЕМИБРАНХИИ).

A. Рот беззубый.

1. Тазовые кости обычно соединены с лопаточной дугой; остистая часть спины представлена отдельными шипиками.

Рыло коническое или слегка трубообразное; брюшные плавники с 1 хребтом и 1 или 2 мягкими лучами; ребра тонкие, свободные; передние позвонки не увеличены ..... 2. *Гастростеиды*.

Морда трубообразная; брюшные плавники с 1 позвоночником и 4 мягкими лучами; ребра уплощенные, сросшиеся с боковыми костными щитками; передние позвонки не увеличены ..... 3. *Aulorhynchidae*.

Морда трубообразная; ребра тонкие, свободные; первый позвонок увеличен ..... 4. *Protosyngnathidae*.

2. Тазовые кости, не соединенные с дугой лопатки; брюшные кости без ости, с 5 или 6 лучами; рыло трубообразное; первый позвонок очень удлиненный, образован слиянием нескольких.

Изолированные спинные шипы; тело чешуйчатое ..... 5. *Aulostomatidae*.

Спинные шипы отсутствуют; тело голое ..... 6. *Fistulariidae*.

B. Рот беззубый; рыло трубообразное; два коротких спинных плавника, первый с несколькими шипами; брюшные плавники с 3-5 лучами; передние позвонки удлиненные.

Тело покрыто костяными щитками и мелкой грубой чешуей ..... 7. *Centriscidae*.

Тело полностью защищено костяными щитками, которые срослись с эндоскелетом ..... 8. *Амфизилиды*.

III. Передняя челюсть отсутствует; симплектика сильно удлинена; жаберный аппарат более или менее редуцирован; количество жаберных пластинок уменьшено и увеличено, образуя округлые доли; заднев-височная простая, неподвижно прикреплена к черепу; рот беззубый, на конце трубчатой морды; тело покрыто костными пластинками (LOPHOBRANCHII).

Два спинных плавника; брюшные плавники присутствуют, с 7 лучами; жаберные отверстия широкие; экзоскелет из крупных звездообразных пластин ..... 9. *Solenostomidae*.

Единственный спинной плавник; брюшных плавников нет; жаберные отверстия очень маленькие; экзоскелет в виде колец ..... 10. *Syngnathidae*.

IV. Переднеспинка и симплектика отсутствуют; жабры запекшиеся; рот нижний, беззубый; тело полностью покрыто костными пластинками; брюшной плавник с 2 или 3 лучами (HYPOSTOMIDES) ..... 11. *Пегасиды*.

Семейство 1. Лампридовые.—Тело короткое и глубокое, с мелкими чешуйками. Морда короткая; рот беззубый, окаймлен предчелюстными и, в небольшой степени, верхнечелюстными костями; оперкулярные кости хорошо развиты. Жабр четыре, запекшиеся; жаберный аппарат полностью развит. Заднебоковая кость раздвоена. Позвонков очень много (21 + 25), без поперечных отростков; ребра крепкие, длинные. Плавники без шипов; спинной и анальный удлиненные. Грудные плавники с очень короткими крыловидными, загибающимися книзу к телу. Тазовые кости соединены с

клювовидными, которые очень большие и не образуют шва на их брюшной оконечности. Брюшные плавники с 15-17 лучами.

Опа, или Королевская рыба (*Lampris luna*), единственный представитель этого семейства, отличается большими размерами (достигает четырех футов в длину) и яркой окраской. Мякоть у него сочная и занимает промежуточное положение между мякотью лосося и тунца. Это широко распространенная пелагическая рыба, известная в Северной Атлантике и Средиземноморье, а также в отдаленных точках Тихого океана; иногда экземпляры добываются у наших берегов. Он питается другими рыбами, но мало что известно о его повадках и совсем ничего о его развитии.

Сходство с *Lamprididae* весьма сомнительно. *Ламприса* обычно относят к Acanthopterygians, и Джилл до сих пор придерживается этой точки зрения.[702] Теперь я согласен с этим высоким авторитетом в том, что кость, которую я принял за подключицу, является сильно развитым клювовидным отростком, а кость, названная мной клювовидным отростком, - крыловидной. Но Старкс также показал, что у колюшки нет такой вещи, как инфраключица, поскольку так называемая кость является лишь частью клювовидной; и поскольку у большинства колюшек тазовые кости присоединяются к последней, сходство между ними и *ламприсами* сохраняется. Как я указывал ранее, отсутствие шипов в плавниках и положение брюшных плавников вместе с большим количеством лучей в последних, которое встречается только у низших костистых, являются признаками, которые требуют удаления *миног* из Acanthopterygians, и я не могу найти для них лучшего места, чем рядом с Gastrosteidae.

Я чувствую, что весь вопрос о расположении Physoclists с брюшными органами (Catosteomi и Percesoces) сильно нуждается в пересмотре, и, возможно, будет сочтено целесообразным разбить эту группу на большее число подотрядов, в этом случае Selenichthyes были бы самостоятельны; Hemibranchii и Lophobranchii были бы объединены под прежним названием, предложенным Вудвордом, или под названием Thoracostei (Суиннертон), или Phthinobranchii (Хэй). Положение пегасид в системе все еще несколько сомнительно. Некоторые авторы считают это семейство родственным кольчужным акантоптеригиям.

Семейство 2. Gastrosteidae.Тело более или менее удлиненное, голое или защищено костными щитками, сужающееся к тонкому хвостовому стеблю. Голова средней длины, с короткой или удлиненной трубчатой мордой; рот небольшой, конечный, зубчатый; оперкулярные кости хорошо развиты; подглазничные кости соприкасаются с praeoperculum, защищая щеку. Жабр четыре, пектинизированные. Верхнечелюстные позвонки с сильными поперечными отростками и тонкими свободными ребрами. Остистая спина представлена отдельными шипиками. Грудные плавники с короткими крыловидными. Тазовые кости обычно соединены с лопаточной дугой. Брюшные плавники с одним хребтом и одним или двумя мягкими лучами.

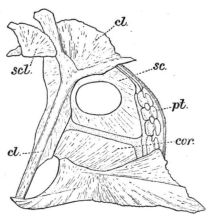


Рис. 383.—Грудная дуга (левая сторона) *острого отростка*. (В честь Паркера.) *cl*, ключица; *кора*, клювовидная кость; *pt*, крыловидные кости; *sc*, лопатка; *scl*, надключица.

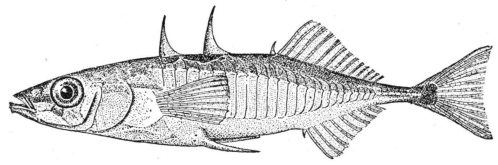


Рис. 384.—*Острая мышца*. × 1. (В честь Гуда.)

Четыре рода: *Gastrosteus*, *Apeltes*, *Эвкалия*, *Шпинат*.

Маленькие трехиглые и двуигольные колюшки (*Gastrosteus aculeatus* и *G. pungitius*), которые включают в себя множество разновидностей, которые рассматривались как отдельные виды, являются одними из самых известных наших британских рыб. Они примечательны совершенным безразличием, с которым переносятся из пресной воды в соленую и *наоборот*, а также сложными гнездами, которые самцы строят в пресной или солоноватой воде и за которыми они с величайшей бдительностью наблюдают после того, как самка отложит свои относительно крупные яйца.[703] Эти гнезда сделаны из сорняков и веточек, скрепленных вместе нитями, выделяемыми почками самца. Более крупная пятнадцатииглая колюшка (*Spinachia vulgaris*) полностью морская; ее гнезда можно найти на наших побережьях в защищенных скалистых заводях, и состоят они в основном из морских водорослей. Колюшки живут недолго и, как полагают, размножаются только один раз.

Gastrosteidae ограничены северным полушарием, будучи более распространенными в более высоких широтах, простираясь до Исландии, Гренландии и Берингова пролива; самыми южными точками их распространения являются Алжир в Старом Свете и Нижняя Калифорния в Новом.[704]

Описано очень большое количество видов, но, вероятно, только около дюжины заслуживают упоминания.

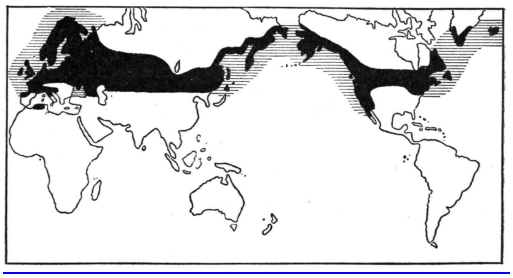


Рис. 385.—Распределение гастростеид.

Семейство 3. Aulorhynchidae.—Роды *Aulorhynchus* и *Auliscus*, в каждом из которых по одному виду из Северной части Тихого океана, очень напоминают *шпинат* по внешней форме и одинаковому размеру передних позвонков, но рыло все же более развито, трубообразное, а брюшные плавники сформированы из одного позвоночника и четырех

мягких лучей. Различие, которое оправдывает их выделение в отдельное семейство, заключается в расположении ребер, которые уплощены и прикреплены к боковым костным щиткам.

Семейство 4. Protosyngnathidae.—Это семейство, по-видимому, занимает промежуточное положение между Gastrosteidae и Aulostomatidae, сходясь с первыми в том, что у них тонкие свободные ребра, а у вторых - что первые позвонки удлинены, хотя и в меньшей степени, чем у *Aulostoma*. Его единственным представителем является *Protosyngnathus sumatrensis* из третичной пресноводной формации на Суматре, которую без достаточных оснований относят к *Aulorhynchus* или *Auliscops*.[705]

Семейство 5. Aulostomatidae.—Родственный Aulorhynchidae, отличающийся брюшными плавниками, лишенными шипов, образованными из 5 или 6 лучей, широко отстоящими от грудной дуги, очень удлиненным седловидным передним позвонком, образованным слиянием нескольких, большими надвисочными костями, выступающими назад над передним позвонком, очень удлиненными крыловидными костями грудного плавника и сжатым телом, покрытым мелкой гребневидной чешуей. Ребра рудиментарные или отсутствуют. Подглазничных костей нет. Морда длинная, трубообразная; маленький конечный рот усеян полосками мельчайших зубов, а на нижней челюсти есть небольшой усик у симфиза. Единственный род, *Aulostoma*, с двумя видами с атлантического побережья тропической Америки и двумя из эоцена и миоцена Европы. *A. coloratum* вырастает до 26 дюймов в длину.

Семейство 6. Fistulariidae.—Тело сильно удлиненное, голое. Первый позвонок сильно удлинен, образован слиянием нескольких; сильные поперечные отростки на ребрах спереди и сзади, отростки двух позвонков соединены швом; ребра рудиментарные или отсутствуют. Надвисочная кость сильно выдается кзади, простираясь над передними позвонками; подглазничные кости отсутствуют; рыло образует длинную трубку, которая заканчивается узким ртом с мелкими зубами. Остистая часть спины полностью отсутствует. Крыловидные кости грудного плавника очень удлиненные. Брюшные плавники очень маленькие, с 6 мягкими лучами, расположены далеко за грудным поясом.

Трубкозубы, *Fistularia*, которых доктор Гюнтер описывает как "гигантских морских колюшек, обитающих вблизи берега, откуда их часто загоняют в открытое море", представлены тремя видами из тропической и субтропической частей Атлантического и Индо-Тихоокеанского регионов. Средние лучи раздвоенного хвостового плавника превращаются в длинную нить. Самый крупный вид, *F. tabaccaria*, достигает в длину 6 футов. Один и тот же род представлен двумя видами в верхнем эоцене и олигоцене Европы, и *уросфен*из верхнего эоцена считается родственным ему.

Семейство 7. Centriscidae.Тело умеренно удлиненное, частично заключено в костный панцирь, который отличается от эндоскелета. Передние позвонки удлиненные, с крепкими парапофизами, прикрепленными к экзоскелету; ребер нет. Подглазничные кости отсутствуют; морда, образующая длинную трубку, с маленьким, конечным, беззубым ртом. Два спинных плавника, передний с очень прочной острой частью. Крыловидные кости

грудного плавника очень маленькие. Брюшные плавники маленькие, с 4 или 5 лучами, кости таза соприкасаются с заднеключиками.

Centriscus, насчитывающий пять видов в Атлантическом и Тихом океанах, представляет это семейство в настоящее время. *C. scolopax* иногда встречается на побережье Англии. Изолированные колючки из плиоцена Тосканы были отнесены к тому же роду. *Rhamphosus* из эоцена Монте-Болька, как полагают, был родственником *Centriscus*.

Семейство 8. Amphisilidae.— Близок к предыдущему, но тело чрезвычайно сжато и полностью заключено в тонкий костный панцирь, который срастается с эндоскелетом; хвостовая область, сильно сокращенная, свободна и отведена к брюшной поверхности, тело оканчивается двумя спинными костями, из которых первая несет мощный позвоночник. Брюшные плавники расположены далеко назад, очень маленькие, состоят из 3 или 4 лучей.

Амфизиль представлен тремя или четырьмя современными видами в Индийском и Тихом океанах, а два известны из слоев верхнего эоцена и олигоцена в Европе. Доктор Артур Уилли наблюдал этих рыб в южной части Тихого океана. *A. strigata* "живет небольшими косяками, насчитывающими примерно полдюжины особей, и быстро плавает в вертикальном положении, рассекая воду своим телом в форме бритвы".

Семейство 9. Solenostomidae.—Тело умеренно удлиненное, с крупными звездообразными окостенениями. Передние позвонки удлиненные, без поперечных отростков; ребер нет. Рыло сильно выдающееся, трубчатой формы; рот маленький, конечный, беззубый; преддверия отсутствует; симплектически удлиненный; жаберное отверстие широкое; жаберные пластинки с маленькими округлыми долями. Два коротких спинных плавника, лучи передних не сочленены, гибкие шипы. Крыловидные кости грудного плавника очень маленькие. Брюшные плавники большие, с 7 лучами, позади грудной дуги. Воздушного пузыря нет.

Уникальный род, *Solenostomus*, включающий три или четыре вида из Индийского и Тихого океанов, можно рассматривать как промежуточный во многих отношениях между *Centriscidae* и *Syngnathidae*. У самки внутренняя сторона брюшных плавников срастается с покровами тела, образуя большой мешочек для размещения яиц.

*Solenorhynchus*из верхнего эоцена Северной Италии, вероятно, принадлежит к этому семейству, но его форма гораздо более вытянутая, а экзоскелет состоит из правильных колец.

Семейство. 10. Syngnathidae.—Тело более или менее удлиненное, защищено экзоскелетом, образующим кольца. Передние позвонки не удлиненные; парапофизы крепкие, прикреплены к экзоскелету; ребер нет. Рыло сильно выдающееся, трубкообразное; рот маленький, конечный, беззубый; переднеспинки нет; симплектически удлиненный; жаберная щель уменьшена до очень маленького отверстия около верхнего заднего угла жаберной крышки; жаберные пластинки с маленькими округлыми долями. Единственный спинной плавник. Грудные плавники, если они есть, с очень маленькими крыловидными; брюшные отсутствуют. Хвостовой плавник часто отсутствует; хвост иногда цепкий.

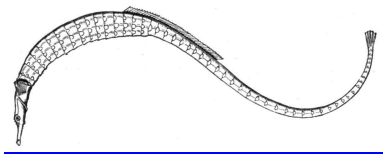


Рис. 386.—*Синнатус пелагический.*

Это семейство насчитывает около 175 морских видов и представлено на большей части земного шара. Основные роды: *Siphonostoma*, *Syngnathus*, *Penetopteryx*, *Ichthyocampus*, *Nannocampus*, *Osphyolax*, *Urocampus*, *Doryichthys*, *Coelonotus*, *Stigmatophorus*, *Nerophis*, *Protocampus*, *Gastrotoceus* , *Соленогнат*, *Гиппокамп*, *Ацентронура*, *Филлоптерикс*.

Останки найдены в верхнем эоцене и миоцене Европы и были отнесены к *Siphonostoma* и *Syngnathus*, а также к вымершему роду *Calamostoma*. Вполне вероятно, что *Pseudosyngnathus*из верхнего эоцена Монте-Болька относится к отдельному семейству.

Наиболее известными представителями этого семейства являются рыбы-иглы или рыбы-трубки (*Siphonostoma* и *Syngnathus*) и морские коньки (*Hippocampus*) наших побережий. Последний, подобно *Амфизиле*, плавает с телом в вертикальном положении. У большинства видов самец заботится о яйцах в сумке под хвостом (*Siphonostoma*, *Syngnathus*, *Penetopteryx*, *Nannocampus*, *Stigmatophorus*, *Hippocampus*), в углублении под хвостом (*Phyllopteryx*) или в углублении на брюшке (*Doryichthys*, *Coelonotus*, *Нерофис*, *Гастротоцеус*).

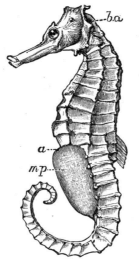


Рис. 387.—*Гиппокамп гуттулатус*. Самец, виден выводковый мешок (*mp*). *a*, задний проход; *b.a*, жаберное отверстие.

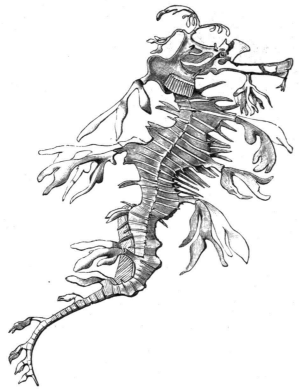


Рис. 388.—*Филлоптерикс конский*. ½ натр. размер.

Австралийский вид *Syngnathus* был описан Э. П. Рамзи под названием *S. intestinalis*, поскольку он обитает внутри голотурий на манер *Fierasfer*, а Г. Люнель наблюдал *Doryichthys*, который представляет собой аналогичный пример инквилинизма.

Одним из самых замечательных видов сингнатид является *филлоптерикс*из Австралии. Шипы и бугорки на голове и теле снабжены кожными отростками, которые в точности имитируют фукус, среди которого они обитают.

Семейство. 11. Pegasidae.—Тело короткое или умеренно удлиненное, заключено в экзоскелет, образующий кольца. Передние позвонки не удлиненные, ребер нет. Морда, выступающая за пределы рта, маленькая, нижняя и беззубая; нет ни преддверия, ни симплектики; жаберное отверстие очень маленькое; жабры запекшиеся. Единственный спинной плавник. Грудные плавники большие, горизонтальные; брюшные стенки сведены к одному или двум нитевидным лучам, позади лопаточной дуги. Воздушный пузырь отсутствует.

Пять или шесть видов, относящихся к двум родам, *Pegasus* и *Parapegasus*, составляют это семейство. Это очень маленькие рыбки, обитающие у берегов Китая, Японии, Аравии, Малайского архипелага и Австралии. *Пегас* примечателен среди всех рыб тем, что пять передних лучей грудного плавника превращены в крепкие шипы.

Подзаказ 8. Рекомендации.

Воздушный пузырь, если имеется, без открытого протока. Теменные кости разделены надзатылочно-грудной дугой, подвешенной к черепу; мезокоракоидная дуга отсутствует. Брюшные плавники, если таковые имеются, брюшные или, по крайней мере, с тазовыми костями, недостаточно прочно прикрепленными к ключичной дуге.

Эта группа связывает Haplomi с Acanthopterygii, при этом Scombresocidae в некоторой степени родственны карподонтам,[706] в то время как Anabantidae демонстрируют отчетливую близость к Osphromenidae в следующем подотряде. Другие семейства, ранее включенные в число Scombriform Acanthopterygians, помещены сюда исходя из предположения, что неплотное прикрепление тазовых костей к ключицам является примитивным признаком, а не результатом дегенерации, как это происходит в некоторых случаях у настоящих акантоптеригий. Хотя этот подотряд, возможно, является лишь искусственной ассоциацией, следует иметь в виду, что, несмотря на очень большое расхождение, существующее между первым и последним семействами, и какими бы непохожими ни казались на первый взгляд их члены, можно проследить постепенный переход, соединяющий наиболее аберрантные типы.

Краткий обзор семей.

I. Брюшные плавники, если таковые имеются, расположены далеко за грудными мышцами; шипов на плавниках нет.

Ребра прикреплены к конечностям сильно развитых парапофизов; нижние глоточные кости полностью срослись; грудные плавники подняты очень высоко ..... 1. *Scombresocidae*.

Ребра в основном сидячие; нижние глоточные кости отчетливо различимы; грудные плавники ближе к брюшной линии, чем к спинной ..... 2. *Ammodytidae*.

II. Брюшные плавники, если они имеются, более или менее приближены к грудным мышцам.

A. Два хорошо развитых спинных плавника, передний небольшой и образован, по крайней мере частично, остистыми лучами.

1. Ребра, прикрепленные к прочным парапофизам.

Тазовые кости свободны или соединены с ключицами связками; грудные плавники высоко подняты ..... 3. *Атериниды*.

Тазовые кости подвешены к задним ключицам; грудные плавники расположены очень высоко; зубы очень слабые или отсутствуют ..... 4. *Mugilidae*.

Тазовые кости подвешены к задним ключицам; грудные плавники опущены низко, с отделенными нижними лучами ..... 5. *Многоножки*.

Кости таза соединены с ключицами связками; грудные плавники расположены ближе к брюшной линии, чем к спинной; зубной ряд мощный, сердцевидный; чешуя мелкая или отсутствует ..... 6. *Chiasmodontidae*.

2. Передние ребра сидячие; кости таза не соединены с дугой лопатки; грудные плавники ближе к брюшной линии, чем к спинной ..... 7. *Sphyraenidae*.

B. Остистая спинка, если таковая имеется, соединена с мягкой.

1. Передние позвонки без парапофизов; чешуя на голове, если она есть, небольшая.

Пищевод с боковыми мешочками, усеянными сосочками внутри; остистый, длинный на спинке; чешуя ромбовидная, расположена косыми поперечными рядами; кости таза свободны ..... 8. *Тетрагонуридовые*.

Пищевод с боковыми мешочками, усеянными зубчатыми сосочками внутри; остистая спинная часть, если она отчетлива, короче мягкой спинной части; чешуя умеренная или мелкая, циклоидальная, часто лиственная ..... 9. *Stromateidae*.

В пищеводе нет мешочков; плавники без шипов; чешуя очень маленькая или отсутствует ..... 10. *Icosteidae*.

2. Весь или все, кроме двух передних позвонков с парапофизами; чешуя на голове крупная; надветвленная впадина.

Шипы на плавниках отсутствуют ..... 11. *Ophiocephalidae*.

Сильные шипы на спинном, анальном и брюшном плавниках ..... 12. *Anabantidae*.

Семейство 1. Scombresocidae.—Верхняя челюсть, переходящая в границу верхней челюсти; зубной ряд умеренно сильный или слабый. Нижние глоточные кости срослись. Верхнеглоточные позвонки с мощными парапофизами, поддерживающими ребра. Тело покрыто циклоидной чешуей. Грудные плавники расположены очень высоко; брюшные плавники широко отделены от грудных, без шипов, с 6 лучами. Спинной плавник противоположен анальному и также полностью сформирован из мягких лучей. Обычно присутствует воздушный пузырь, иногда ячеистый.

Форма головы и тела сильно различается, а грудной плавник может достигать необычайного развития, похожего на крыло. За спинным плавником может следовать ряд

плавничков, как у многих скомбридовых. Большинство Scombresocidae, которых известно около 200 видов, относятся к морским; некоторые из них плотоядны, другие (*Hemirhamphus*) в основном растительноядны, питаясь зелеными водорослями. Почти все они имеют привычку совершать большие прыжки из воды, кульминацией этой тенденции стали летучие рыбы (*Exocoetus*), которые прыгают или плывут по воздуху таким образом, объяснение которого вызвало много споров. Согласно последним данным[707] единственным источником движущей силы является действие сильного хвоста, когда рыба находится в воде; никакая сила не достигается, пока рыба находится в воздухе. Грудные мышцы используются не как крылья, а как парашюты. Есть все проходы между маленьким грудным плавником сайри (*Scombresox*) или *Hemirhamphus* и похожими на ласточкиные крыльями наиболее развитых *экзоклетус*. Род *Hemiexocoetus* - очень замечательная соединительная форма. У щуки-карася (*Belone*), один из видов которой распространен на наших побережьях, обе челюсти переходят в длинный тонкий клюв; кости зеленые. У *Hemirhamphus* удлинена только нижняя челюсть; некоторые виды, обитающие в пресной воде, живородящие, анальный плавник видоизменен в копулятивный орган, как у многих карподонтов.

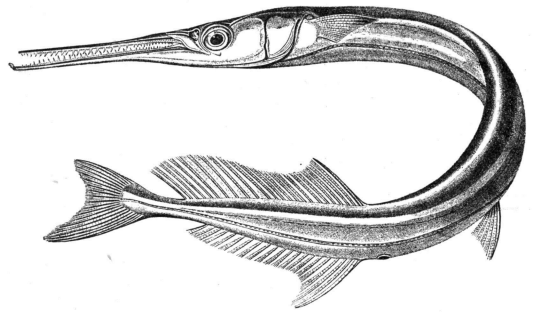


Рис. 389.—Гарпия (*Кольчатая*), × ⅓. (По Кювье и Валансьену.)

Скомбрезоциды встречаются во всех тропических и умеренных морях. *Belone*, *Scombresox* и *Hemirhamphus* встречаются в верхнеэоценовых и миоценовых отложениях Европы, и, как указывалось выше, *Protaulopsis*, возможно, следует отнести к этому семейству.

Семейство 2. Ammodytidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; рот вытянутый; зубной ряд слабый или отсутствует. Нижние глоточные кости отделяются. Прекаудальные позвонки без парапофизов. Тело покрыто очень мелкой циклоидной чешуей. Грудные плавники ближе к брюшной линии, чем к спинной; брюшные плавники, если таковые имеются, широко отделены от грудных мышц, без позвоночника, с 6 лучами. Спинной и анальный плавники более или менее удлиненные, сформированы из мягких лучей. Воздушный пузырь отсутствует.

Существующие роды, *Ammodytes*, с 8 видами, с умеренных побережий северного полушария, и *Hypoptychus*, с севера Японии, с одним видом, лишены брюшных плавников, и их точное родство оставалось неясным до тех пор, пока структура олигоценовых *Cobitopsis* не выявила их родство с *Scombresocidae*или, по крайней мере, их принадлежность к современному подотряду. Большой песчаный угорь, или лансе (*Ammodytes lanceolatus*) и Малый песчаный угорь (*A. tobianus*), распространены на наших побережьях и примечательны тем, что

благодаря своей заостренной морде они с большой скоростью зарываются в песок, метаясь туда-сюда, как стрелы.

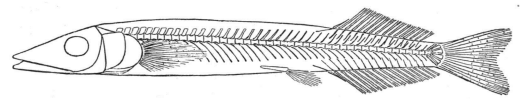


Рис. 390.—*Кобитопсис острый*. (Реставрация А. С. Вудворда.)

Семья 3. Atherinidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; зубной ряд более или менее развит. Тело покрыто циклоидной или гребневидной чешуей. Ребра прикреплены к сильным парапофизам. Грудные плавники высоко подняты; брюшные плавники более или менее приближены к грудным мышцам, с одним позвоночником и пятью мягкими лучами; тазовые кости соединены с ключичным симфизом связкой. Два хорошо разделенных спинных плавника, передний небольшой и образован, по крайней мере частично, остистыми лучами. Воздушный пузырь присутствует.

Плотоядные рыбы, в основном морские и небольшого размера, высоко ценятся как пища и распространены вдоль побережий большинства тропических и умеренных морей; некоторые обитают в пресных водах. Обычно присутствует серебристая боковая полоса, или "палантин". Известно около 65 видов, относящихся к 14 родам: *Atherina*, *Iso*, *Chirostoma*, *Thyrina*, *Atherinella*, *Labidesthes*, *Atherinopsis*, *Atherinops*, *Telmatherina*, *Neatherina*, *Pseudomugil*, *Rhombatractus*, *Aida*, *Melanotaenia*.

Представлен в верхнем эоцене Европы несколькими видами *Atherina* и вымершим родом *Rhamphognathus*.

Семейство 4. Mugilidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; зубной ряд слабый или отсутствует. Тело покрыто циклоидной чешуей. Ребра прикреплены к оконечности сильными парапофизами. Грудные плавники высоко подняты; брюшные плавники более или менее приближены к грудным мышцам, с одним позвоночником и пятью мягкими лучами; тазовые кости подвешены к задним ключицам. Два хорошо разделенных спинных плавника, передний образован небольшим количеством шипов. Воздушный пузырь присутствует.

Эти рыбы тесно связаны с предыдущими, из которых они являются дальнейшей специализацией, глоточные кости имеют сложную структуру, значительно уменьшая отверстие пищевода, а количество позвонков уменьшено (с 24 до 26 вместо 32-60). Они питаются органическими веществами, содержащимися в грязи, и обитают в пресных водах и на побережьях умеренных и тропических регионов. Численность видов составляет около 100. Основные роды: *Mugil*, *Myxus*, *Anostomus*, *Joturus*. Серая кефаль (*Mugil*) представлена на наших побережьях тремя видами, ценящимися как пищевой продукт, один из которых (*M. capito*) имеет удивительно широкий ареал, встречаясь от Скандинавии до мыса Доброй Надежды. Останки, относящиеся к тому же роду, встречаются в миоцене и олигоцене.

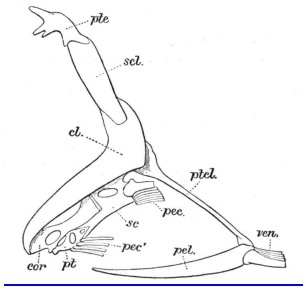


Рис. 391.—Плечевой пояс и таз *Polynemus quadrifilis*. *cl*, ключица; *cor*, клювовидная кость; *pec*, грудные лучи; *тазовая кость*, таз; *pt*, крыловидные кости; *ptcl*, заднеключица; *pte*, задневисочная; *sc*, лопатка; *scl*, надключица; *ven*, вентральные лучи.

Семья 5. Polynemidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; зубной ряд слабый. Тело покрыто гребневидной чешуей. Ребра прикреплены к оконечности сильных парапофизов. Грудной плавник посажен низко, нижняя часть состоит из свободных лучей; верхняя часть, или собственно плавник, прикреплена к лопатке, нижняя - к узловатой кости, которая, по-видимому, образована сросшимися крыловидными костями (рис. 391, *pt.*). Брюшной плавник более или менее приближен к грудному, с одним позвоночником и пятью мягкими лучами; кости таза подвешены к задним ключицам. Два хорошо разделенных спинных плавника, передний образован небольшим количеством шипов. Воздушный пузырь, если он присутствует, очень большой.

Число позвонков 24 (10 + 14).

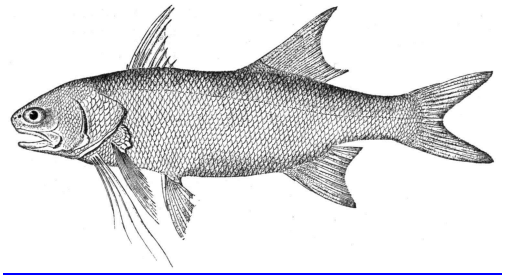


Рис. 392.—*Polynemus quadrifilis*, × ¼. (По Кювье и Валансьену.)

Три близкородственных рода: *Polynemus*, *Pentanemus* и *Galeoides*, насчитывающие около 25 видов, обитают на берегах тропических морей, часто заходя в реки. Некоторые достигают длины 4 футов и ценятся как пища или за острое стекло, которое дает их воздушный пузырь. Свободные грудные нити являются органами осязания и могут перемещаться независимо от плавников.

Семейство 6. Chiasmodontidae.—Глубоководные роды, *Chiasmodon*, *Pseudoscopelus* и *Champsodon*, которые были помещены либо в Gadidae, либо в Trachinidae, либо в Berycidae, могут быть отнесены к Percesoces, поскольку брюшные плавники имеют только связочное соединение с грудной дугой. К сожалению, скелет был исследован только у *Champsodon*; он удивительно похож на скелет Atherinidae. Как и у *Atherinichthys*, задняя оконечность воздушного пузыря защищена костной оболочкой, образованной расширенными

кольцевидными кровеносными отростками передних хвостовых позвонков. Позвонков 32 (16 + 16). Чешуя отсутствует или очень мелкая и шиповидная, рот большой, с кардиовидными зубами; остистая спинная часть короткая, мягкая спинная часть и анальная часть удлиненные. *Chiasmodon* и *Pseudoscopelus* имеют сложную систему органов чувств на теле, которые у последних предполагают фотофоры скопелид. *Champsodon vorax* - рыба чрезвычайной прожорливости, заглатывающая добычу намного крупнее себя. Известно только четыре вида этого семейства.

Семейство 7. Sphyraenidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; зубной ряд очень сильный. Тело покрыто циклоидной чешуей. Передние ребра сидячие, остальные расположены на парапофизах. Грудной плавник ближе к брюшному, чем к спинному контуру; брюшной плавник более или менее приближен к грудному, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами; таз не соединен с грудной дугой. Два хорошо разделенных спинных плавника, передний образован небольшим количеством шипов. Воздушный пузырь большой. Позвонков 24.

Плотоядные щукоподобные морские рыбы из тропических и субтропических морей, часто встречающиеся в устьях рек. "Барракуды" образуют единый род, *Sphyraena*, насчитывающий около 20 видов, самые крупные из которых достигают 8 футов и опасны для купающихся людей; многие ценятся как пища, но некоторые, как сообщается, ядовиты, по крайней мере, в определенное время года. Остатки нескольких видов известны из эоцена и более поздних периодов в Европе и Северной Америке.

Семейство 8. Tetragonuridae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти; зубной ряд слабый. Пищевод с боковыми мешочками, которые изнутри усеяны сосочками; ряд похожих на жабры бугорков под псевдобранхиями. Тело покрыто ромбовидной, полосатой чешуей в косых поперечных рядах, чешуя каждого отдельного поперечного ряда сплошная. Ребра в основном сидячие. Грудной плавник ближе к брюшному, чем к спинному контуру. Брюшной плавник с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами, около грудной, но таз свободен от грудной дуги. Длинный непрерывный спинной плавник, его передняя часть образована многочисленными короткими шипами. Воздушный пузырь отсутствует. Позвонки 58.

В это семейство входит единственная, довольно редкая рыба, *Tetragonurus cuvieri*, обитающая в Средиземноморье и соседних частях Атлантики и Южной части Тихого океана. Говорят, что в определенное время года он опускается на большую глубину и питается медузами; его плоть ядовита. Эмери наблюдал, что молодые особи живут в дыхательной полости крупных сальпаев.

Семейство 9. Stromateidae.—Хотя сюда входит ряд форм, очень непохожих *на Tetragonurus* по внешнему виду, нет сомнений в том, что это семейство, до сих пор помещавшееся рядом со Scombridae, очень тесно связано с предыдущим, совпадая с ним по наличию боковых пищеводных мешочков, несущих внутри сосочки (которые, кроме того, усеяны сетевидными зубцами), и, у большинства родов, по наличию ряда бугорков, более или менее похожих на жаберные щупальца, под псевдобранхиями. Кости таза иногда свободны от грудной дуги,

как у Tetragonuridae, иногда прикреплены более тесно, но только связками и подвижны. Основное различие заключается в чешуе, которая всегда циклоидальная и обычно очень маленькая и более или менее листопадная, а также в том, что остистая спинная часть короче мягкой или даже совсем рудиментарной. Брюшные кости иногда отсутствуют. Воздушный пузырь присутствует или отсутствует вовсе. Количество позвонков варьируется от 24 до 46.

Морские рыбы, пелагические или глубоководные, питающиеся ракообразными, медузами или мальками других рыб. Известно около 45 видов, относящихся к 10 родам: *Nomeus*, *Cubiceps*, *Psenes*, *Seriolella*, *Psenopsis*, *Centrolophus*, *Lirus*, *Stromateus*, *Peprilus* и *Stromateoides*. Многие виды широко распространены, но в коллекциях встречаются редко.[708] Черная рыба (*Centrolophus niger*) и ее близкий союзник *C. britannicus*, а также рыба-руль (*Lirus perciformis* и *L. medusophagus*) с редкими интервалами встречаются у берегов Великобритании. В меловом периоде Stromateidae были представлены несколькими видами (*Platycormus* и *Homosoma*).

Широко распространенный *Nomeus gronovii*, столь примечательный своими огромными брюшными плавниками, складывающимися в брюшную бороздку, как было замечено в Новом Южном Уэльсе, встречается только на побережье, когда сифонофоры, называемые "португальскими военными", или *физалии*, выбрасываются на берег, а рыбы плавают под ними, как это обычно делают молодые *каранксы* под медузами. Как заметил Уэйт,[709] польза от такого партнерства должна быть в первую очередь от рыбы, поскольку она действует добровольно, тогда как *физалия* не обладает способностью к передвижению. "Если рыба обеспечивает безопасность от своих врагов, заходя в зону, охваченную смертоносными щупальцами *физалии*, которые достигают длины от 10 до 12 футов, она должна быть невосприимчива к их воздействию: замечательное условие, учитывая, что мелкую рыбу часто видели в их желудках и запутавшейся в их щупальцах". Этот наблюдатель добавляет: "Вполне вероятно, что, помимо защиты, рыба получает пищу благодаря связи с *физалией*, во многом так же, как ремора, сопровождающая акулу. *Физалия*, несомненно, парализует гораздо больше животных, чем может съесть — остаток выпадает на долю рыб, которых может быть до десяти".

Семейство 10. Икостейды.Такназываемые "тряпичные рыбы", у которых скелет довольно мягкий и хрящевой, представляют собой аберрантные глубоководные формы, очевидно, относящиеся к семейству строматеид; у них отсутствуют пищеводные зубы и отростки последней жаберной дуги, но у *икостеуса*, по крайней мере, есть похожие на жаберные сгребалки бугорки под псевдобранхиями. Таз широко отделен от ключиц. Шипы в плавниках отсутствуют, а тело голое или покрыто мелкой циклоидной чешуей. Позвонки в большом количестве (до 70).

Icosteus, *Icichthys* и *Acrotus*, каждый отдельного вида, с тихоокеанского побережья Северной Америки.

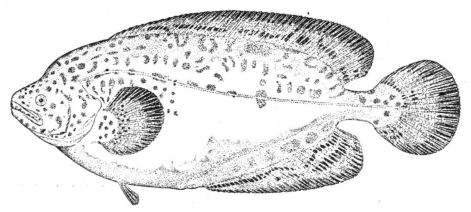


Рис. 393.—*Икостей загадочный*, × ⅓. (В честь Гуда и Бина.)

Семейство 11. Ophiocephalidae.—Верхняя челюсть исключена из границы верхней челюсти. Голова и тело покрыты циклоидной чешуей. Передние ребра сидячие, остальные расположены на парапофизах. Грудной плавник опущен низко; брюшной плавник, если имеется, возле грудной клетки, с 6 мягкими лучами; кости таза соединены с ключичным симфизом связкой. Спинной и анальный плавники длинные, без шипов. Воздушный пузырь присутствует, сильно удлиненный.

Эти рыбы снабжены дополнительной надветвленной полостью и способны дышать атмосферным воздухом. Все они обитатели пресных вод и являются плотоядными. Известны только два рода: *Ophiocephalus*, насчитывающий около 25 видов из Восточной Азии и 3 из тропической Африки, и *Channa*, отличающийся отсутствием брюшных плавников, с 3 видами с Цейлона и Китая.

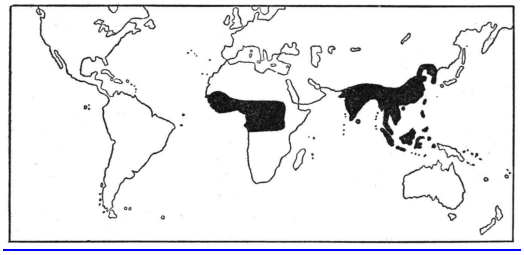


Рис. 394.—Распределение Ophiocephalidae.

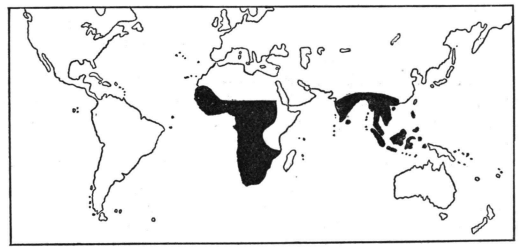


Рис. 395.—Распределение Anabantidae.

Семейство 12. Anabantidae.— Отличаются от предыдущего, с которым они тесно связаны, тем, что часть спинного и анального плавников и наружный брюшной луч остистые, а тело более короткое, похожее на окунеобразное, покрытое гребневидной чешуей. Дополнительный надветвленный орган еще более развит, с тонкими костными пластинками, которые более или менее складчаты и покрыты слизистой оболочкой. Эти рыбы могут долгое время жить вне воды, и название *Anabas scandens*, или Лазающий окунь, напоминает о том факте, что первые наблюдатели в Индии приписали ему привычку взбираться на низкие деревья с помощью шипов, которыми вооружены его жаберные крышки и брюшные плавники. Этот вид, достигающий длины 8 дюймов, встречается в устьях рек и пресных водах Индии, Цейлона, Бирмы, Малайского полуострова и архипелага; 3 других вида встречаются на Малайском архипелаге и 11 в Африке.

Подотряд 9. Анакантини.

Воздушный пузырь без открытого протока. Теменные кости разделены надзатылочной; передняя и внешняя затылочные кости разделены увеличенным опистозом. Грудная дуга подвешена к черепу; мезокоракоидная дуга отсутствует. Брюшные плавники расположены ниже или перед грудными мышцами, тазовые кости расположены кзади от ключичного сочленения и лишь слабо прикреплены к нему связками.

Плавники без шипов; хвостовые, если таковые имеются, без расширенной гипуральной области, идеально симметричные и поддерживаются нервными и гемальными шипами задних позвонков и базальными костями, аналогичными тем, которые поддерживают спинные и анальные лучи. Этот тип хвостового плавника следует рассматривать, как я уже указывал,[710] как вторичный, поскольку Gadidae, без сомнения, произошли от рыб, подобных Macruridae, у которых гомоцерковый плавник был утрачен. Лопаточное отверстие, или фенестра, почти всегда находится между лопаточной и клювовидной костями, как у Trachinidae и нескольких родственных семейств, а не у клювовидных, как у других акантоптеригий. Первые два позвонка не имеют эпиплевральных отделов.

Мистер К. Тейт Риган,[711] который недавно дал хорошее определение Anacanthini, делит их на три семейства.

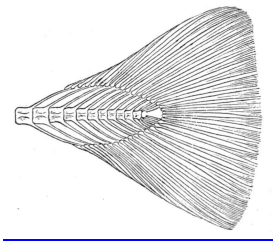


Рис. 396.Скелет хвостового плавника *Gadus virens*.

Семейство 1. Macruridae.—Рот более или менее нижний, вытянутый; зубы мелкие, отсутствуют на небе. Передние позвонки без поперечных отростков, с сидячими ребрами, остальные с сильными поперечными отростками, поддерживающими ребра, которые сами несут эпиплевральные отростки. Жаберные перепонки свободны от перешейка или плотно прилегают; 6 или 7 жаберно-головных лучей; 3½ или 4 жабры; псевдобранхии рудиментарные или отсутствуют. Брюшные плавники ниже грудных, с 7-12 лучами. Тело короткое, хвост удлиненный, сужающийся к концу, без хвостового плавника. Короткий передний спинной с единственным простым лучом и длинный спинной и анальный, сходящиеся вместе на конце хвоста, полностью образованы сочлененными лучами — две спинные кости иногда сплошные (*Ликонус*).

Глубоководные рыбы с очень большими глазами и маленьким или довольно крупным ртом, обычно покрытые грубой колючей чешуей; присутствует ментальный усач, за исключением *ликонуса*, слизистые полости черепа сильно развиты, кости удивительно тонкие. Известно

около 120 видов, некоторые из которых имеют широкое распространение. Макруриды были обнаружены во всех морях, где практиковались глубоководные дноуглубительные работы — наибольшая глубина, на которой они были добыты, составляла 2650 морских саженей. Основные роды: *Macrurus*, *Gadomus* (с перфорированной лопаткой) *Coryphaenoides*, *Hymenocephalus*, *Malacocephalus*, *Lionurus*, *Trachyrhynchus*, *Steindachneria*, *Bathygadus*, *Lyconus*, *Macruronus*. Личиночная форма этого семейства получила название *Krohnius*; она примечательна нитевидным удлинением брюшных лучей, что напоминает личиночного *трахиптеруса*.

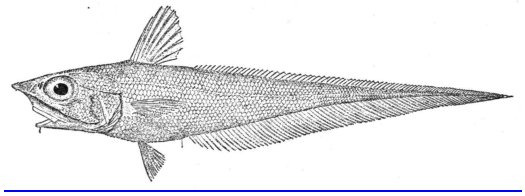


Рис. 397.—*Macrurus carminatus*, × ⅓. (По Гуду.)

Семейство 2. гадидовые.—Рот средний или большой, более или менее вытянутый. Передние позвонки без поперечных отростков, с сидячими ребрами, остальные с сильными поперечными отростками, обычно поддерживающими ребра,[712] которые сами несут эпиплевральные отростки. Жаберные перепонки свободны от перешейка или плотно прикреплены; 6-8 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхий нет. Брюшные плавники яремные, с 1-9 мягкими лучами. Тело более или менее удлиненное, покрыто мелкой циклоидной чешуей. Спинной и анальный плавники удлиненные, образованы сочлененными лучами, иногда разделенными на две или три отдельные части. Хвостовой плавник более или менее отчетливый, поддерживается неизмененными или слегка измененными нервными и гемальными отростками последних позвонков, которые идеально симметричны (дифицерковый или изоцерковый тип).

Часто присутствует ментальный усач, как у Macruridae, а шов между лобными костями исчез у большинства представителей этого очень естественного семейства. Различают около 120 видов, в основном морских, многие из которых приспособлены к жизни на больших глубинах. Все они плотоядны. Они обитают в основном в северных морях, но многие абиссальные формы встречаются между тропиками и в южных частях Атлантического и Тихого океанов. Основные роды: *Gadus*, *Merluccius*, *Holargyreus*, *Lotella*, *Physiculus*, *Phycis*, *Haloporphyrus*, *Tripterophycis*, *Lota*, *Molva*, *Onus*, *Bregmaceros*, *Antimora*, *Raniceps*, *Brosmius*.

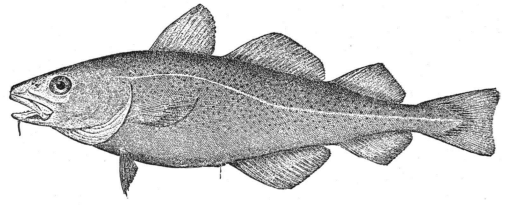


Рис. 398.—Треска (*Gadus morrhua*), × ⅕. (После Гуда.)

Несколько видов, отнесенных к *Gadus* и *Brosmius*, были описаны в миоцене. *Немоптерикс*, родственный *гадусу*, относится к олигоцену.

Рыбы этого семейства являются одними из самых важных с экономической точки зрения. Будет достаточно упомянуть просто по названию следующие европейские формы: — Тресковая рыба (*Gadus morrhua*), самый крупный вид, достигающий в длину 4 футов и веса 100 фунтов, пикша (*G. aeglefinus*), путассу (*G. merlangus*), нагрудник (*G. luscus*), минтай (*G. pollachius*), угольная рыба (*G. virens*), хек (*Merluccius vulgaris*) и линь (*Молва обыкновенная*). Виды *Merluccius* встречаются также на побережьях Чили и Новой Зеландии. Качалки (*Onus* или *Motella*) небольшого размера; несколько видов часто встречаются в наших приливных бассейнах. Налим (*Lota vulgaris*) - пресноводная рыба, длина которой превышает 3 фута, отличного качества, но, к сожалению, местная и встречается в этой стране редко.

Семейство 3. Muraenolepididae.—Тесно связаны с Gadidae, от которых отличаются отсутствием отдельного хвостового плавника, узостью жаберных отверстий ниже основания грудных мышц, увеличенным количеством (десять) грудных крыловидных,[713] и своеобразной чешуей, подобной чешуе Anguillidae. Брюшные мышцы с 5 лучами. Ментальный усач.

Отдельный род, *Muraenolepis*, с побережья острова Кергелен.

ГЛАВА XXIII

ТЕЛЕОСТЕИ (*ПРОДОЛЖЕНИЕ*): АКАНТОПТЕРИГИИ—OPISTHOMI—PEDICULATI—PLECTOGNATHI

Подотряд 10. Акантоптеригии.

Воздушный пузырь обычно без открытого протока. Верхнечелюстная кость хорошо развита; надзатылочная кость соприкасается с лобными костями. Грудная дуга подвешена к черепу; мезокоракоид отсутствует. Брюшные плавники расположены на груди или яремной вене, более или менее прочно прикреплены к ключичной дуге. Жаберное отверстие обычно большое, перед основанием грудного плавника.

Символ, от которого этот подотряд, наиболее полный из всего класса, получил свое название, а именно. наличие неартикулированных, более или менее острых лучей в спинном и анальном плавниках ни в коем случае не является универсальным, исключений из этого правила множество. Рот обычно ограничен премаксиллярами, за исключением верхнечелюстных, и если они в виде исключения выходят за край рта, они всегда беззубые. Брюшные плавники иногда вставляются на некотором расстоянии за основание грудных мышц (*Haplodactylidae*, *Platycephalidae*), однако в этом случае это происходит из-за удлинения тазовых костей, которые прочно прикреплены к ключичной дуге. Подпорядок разбит на подразделения, которые следуют в несколько произвольном порядке, поскольку

естественное сходство противоречит линейному расположению; прилагаемая диаграмма предназначена для исправления этого недостатка.

Краткий обзор подразделений.

I. Отсутствие суборбитального выступа или отростка, простирающегося от суборбитальных костей к praeoperculum; основание черепа двойное, симметричной формы. Первичный плечевой пояс состоит из перфорированной лопатки и клювовидного отростка; из четырех или пяти крыловидных костей, или базальных костей грудных плавников, только одна или две соприкасаются с клювовидным отростком; брюшные плавники грудные.

Лучи хвостового плавника не сильно раздвоены у основания; гипуральный плавник обычно с базальной острой частью или шишковидными отростками с каждой стороны; эпиплевральные кости обычно расположены на парапофизах или на ребрах; спинной плавник обычно с сильными шипами; хвостовой стебель редко сильно сужен ..... I. Персикообразные.

Лучи хвостового плавника сильно раздвоены у основания, охватывая значительную часть гипурального, на котором всегда имеется базальная ость; эпиплевральные кости обычно расположены в центре или на парапофизах, редко на ребрах; спинные шипы слабые или отделены; хвостовой стебель сильно сужен; чешуя обычно очень маленькая или отсутствует ..... II. Скомбриформные.

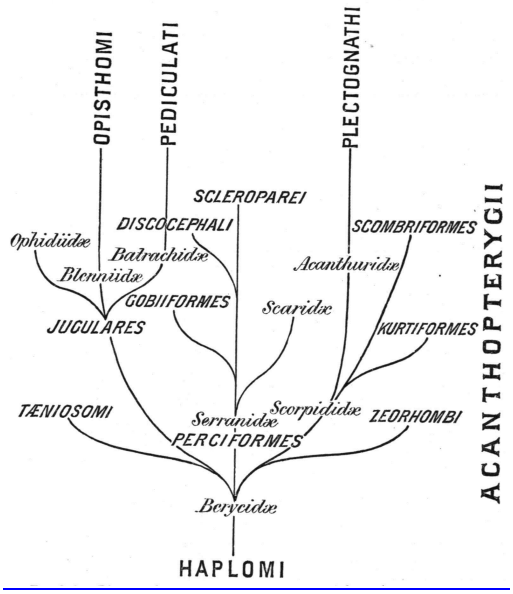


Рис. 399.—Диаграмма, показывающая вероятную связь различных групп друг с другом.

Лучи хвостового плавника не сильно раздвоены у основания; брюшные плавники с одним хребтом и шестью-восемью мягкими лучами, *или* асимметричный череп ..... III. Зеоргомби.

II. Суборбитальный выступ отсутствует; основание черепа двойное; лопатка отсутствует, крыловидные кости расположены на клювовидной кости; брюшные плавники расположены грудно..... IV. Куртифорные.

III. Суборбитальный выступ отсутствует; основание черепа простое; лопатка и клювовидный отросток более или менее редуцированы, иногда рудиментарны; крыловидные кости большие, только одна или две соприкасаются с клювовидным отростком; брюшные плавники грудные ..... V. Гобиообразные.

IV. Суборбитальный выступ отсутствует; основание черепа простое; лопатка с перфорацией; три крыловидных отростка, соприкасающиеся с клювовидным отростком; брюшные плавники расположены на груди; сосательный слоистый диск на верхней поверхности головы ..... VI. Дискоцефалы.

V. Суборбитальный выступ, вторая суборбитальная кость, более или менее выступающая из щеки или соединяющаяся с praeoperculum; брюшной отдел грудной клетки ..... VII. Склеропарей.

VI. Отсутствие суборбитального выступа; брюшная полость обычно яремная или ментальная; если грудная, структура грудной дуги отличается от структуры, описанной в первых пяти разделах этого Обзора.

Грудной плавник с вертикальным или субвертикальным основанием; анальный плавник обычно удлиненный, редко маленький ..... VIII. Яремные вены.

Грудной плавник с горизонтальным или субгоризонтальным основанием; тело чрезвычайно сжатое; спинной плавник со всеми лучами простой; анальный плавник отсутствует или очень маленький..... IX. Таэниосоми.

Подразделение I.—ПЕРСИКООБРАЗНЫЕ.

Переднеспинка без костных остатков. Основание черепа двойное. Остистая спина обычно хорошо развита. Ни одна из эпиплевральных костей не прикреплена к центру позвонков в прекаудальной области. Грудная дуга с хорошо развитой лопаткой и клювовидным отростком, первый пронизан отверстием или фенестрой; крыловидные кости длиннее, чем широкие, более или менее правильной формы песочных часов, их четыре или пять, один или два из которых соприкасаются с клювовидным отростком. Брюшные плавники грудные.

Эта большая группа, состоящая в основном из морских форм, имеет представителей во всех частях света, за исключением Арктического и Антарктического регионов, и уже была представлена многочисленными Berycidae и несколькими Serranidae и Scorpididae в верхнем меловом периоде. Разделение на семейства - задача значительной сложности, и необходимость линейного расположения приводит к разрушению некоторых естественных последовательностей. Таким образом, представляется весьма вероятным, что Scorpididae, которые сами произошли, вместе с Serranidae, от Berycidae, ведут к Carangidae в отряде Scombriformes, в то время как почти идеальный переход можно проследить между Acanthuridae этого отряда и Balistidae среди Plectognathes.

Краткий обзор семей.

I. Жабр четыре, за четвертой щель.

A. По две ноздри с каждой стороны.

1. Брюшные кости с 1 острой частью и от 6 до 13 мягких лучей. ..... 1. *Berycidae*.

2. Брюшные мышцы с не более чем 5 мягкими лучами.

a. Нижние глоточные кости срослись не полностью, виден по крайней мере срединный шов.

α. Жаберные перепонки почти всегда свободны от перешейка.

* Брюшные мышцы немного, если вообще находятся, позади грудных.

† Третий позвонок без поперечных отростков *или* с сидячими ребрами.

§ Более или менее развитый подокулярный выступ, или внутренняя пластинка подорбиталей, поддерживающая глазное яблоко, иногда сводящаяся к простому отростку второй подорбитали.

|| Ребра, вставленные на поперечные отростки, когда они сформируются.

Тело покрыто очень крупной костной чешуей; брюшные мышцы с очень сильным хребтом и 2 или 3 очень короткими мягкими лучами ..... 2. *Моноцентриды*.

Спинная часть очень короткая, с небольшим количеством градуированных сросшихся шипов, анальная очень длинная ..... 3. *Пузырчатка*.

Остистая спина обычно хорошо развита, мягкая спина обычно развита ненамного сильнее анальной; небо обычно зубчатое ..... 11. *Serranidae*.

Спинной и анальный плавники удлиненные и сформированы в основном из сочлененных мягких лучей, шипы слабые и немногочисленные ..... 12. *Pseudochromididae*.

Спинной и анальный плавники сильно удлиненные, без отчетливых шипов; тело ленточное ..... 13. *Cepolidae*.

Зубы в челюстях срослись, образуя клюв ..... 14. *Hoplognathidae*.

Мягкая спинная и анальная части сильно удлинены; отдельная остистая спинная часть ..... 15. *Sillaginidae*.

Мягкая спинная часть намного длиннее анальной; отдельная остистая спинная часть ..... 16. *Sciaenidae*.

||| Ребра в основном сидячие, позади парапофизов; тело глубокое; рот умеренно большой и вытянутый.

Заглавно-височный разветвленный, отличается от черепа ..... 25. *Scorpididae*.

Задняя височная часть полностью прикреплена к черепу; рот сильно вытянут ..... 26. *Капроиды*.

§§ Нет подокулярной полочки.

|| Ребра в основном сидячие, позади парапофизов; анальных шипов от 3 до 14.

Зубы конической формы; небо зубчатое; рот слегка вытянутый ..... 4. *Centrarchidae*.

Зубы резцеобразные; плавники покрыты густой чешуей ..... 5. *Cyphosidae*.

Зубы конической формы; небо беззубое ..... 6. *Лобные*.

Верхняя челюсть очень тонкая; рот очень вытянутый ..... 7. *Toxotidae*.

Энтоптеригоидной формы нет; рот очень вытянутый ..... 8. *Нандиды*.

||| Ребра, вставленные на поперечные отростки, когда они сформированы; не более 3 анальных шипов.

Рот отсутствует, но слабо вытянут; остистая спинка обычно длиннее мягкой; анальный с 1 или 2 шипиками ..... 9. *Перцидии*.

Рот умеренно вытянутый; небо зубчатое; остистая спинка не длиннее мягкой; анальный с 2 или 3 шипиками ..... 10. *Acropomatidae*.

Рот очень вытянутый; небо беззубое; верхнечелюстная кость с направленным вверх боковым отростком ..... 17. *Зародышевые щупальца*.

Рот умеренно вытянутый; небо зубчатое; анальное отверстие длиннее мягкого спинного; тело чешуйчатое ..... 18. *Lactariidae*.

Рот умеренно вытянутый; небо беззубое; анальное отверстие намного длиннее мягкого спинного; тело голое ..... 19. *Trichodontidae*.

†† Поперечные отростки развиты на третьем позвонке и несут ребра; небо обычно беззубое.

Подокулярной полочки нет; зубы мелкие ..... 22. *Pristipomatidae*.

Подокулярная полочка; Зубы часто крупные, либо режущие спереди, либо похожие на коренные по бокам ..... 23. *Sparidae*.

Подокулярная полочка; зубы очень маленькие или отсутствуют; пара усиков на горле ..... 24. *Многоножки*.

Брюшные кости расположены довольно далеко позади основания грудных мышц; нижние грудные лучи неразветвленные, часто утолщенные; подокулярной полочки нет.

Анальный плавник почти такой же длины, как мягкий спинной ..... 20. *Latrididae*.

Анальный плавник намного короче мягкого спинного ..... 21. *Haplodactylidae*.

β. Жаберные перепонки, прикрепленные к перешейку.

* Чешуя хорошо развита; позвонков 24 или более.

Подокулярная полочка; рот маленький; небо беззубое ..... 27. *Chaetodontidae*.

Подокулярной полки нет; рот маленький; небо беззубое ..... 28. *Drepanidae*.

Более или менее развита подглазничная полочка; надветвленный дыхательный орган ..... 31. *Osphromenidae*.

** Чешуя мелкая; рот маленький; позвонков 22 или 23.

Задне-височный сустав отчетливо не раздвоен; позвонки с сильными поперечными отростками; брюшные кости с 1 остистым выступом и 2-5 мягкими лучами ..... 29. *Acanthuridae*.

Задне-височный раздвоенный; позвонки без поперечных отростков; брюшные с 2 шипами и 3 мягкими лучами между ними ..... 30. *Teuthididae*.

б. Нижние отделы глотки, полностью соединенные в одну кость, без срединного шва ..... 32. *Эмбиотоциды*.

В. По одной ноздре с каждой стороны; нижние глоточные кости более или менее полностью срослись, но со стойким швом; подокулярная полочка отсутствует; небо беззубое ..... 33. *Цихлиды*.

II. Три с половиной жабры; нижние глоточные части полностью соединены в одну кость, без срединного шва; небо беззубое.

По одной ноздре с каждой стороны; зубы конической или резцеобразной формы; подокулярная полочка ..... 34. *Помацентриды*.

Две ноздри с каждой стороны; передние зубы обычно крепкие и похожие на клыки; зубы на костях глотки конической или бугристой формы; подокулярной полочки нет ..... 35. *Лабриды*.

Две ноздри с каждой стороны; передние зубы более или менее срослись в клюв; зубы на костях глотки плоские, мозаичные; подокулярной полочки нет ..... 36. *Скариды*.

Семейство 1. Berycidae.—Одна или несколько суборбиталей, образующих внутреннюю пластинку, поддерживающую глаз; присутствует энтоптеригоид. Передние позвонки без поперечных отростков; все или большинство ребер расположены на поперечных отростках там, где они развиты. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; от 4 до 10 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии. Нижние глоточные кости отделяются. Брюшные плавники с 1 позвоночником и от 6 до 13 мягких лучей.

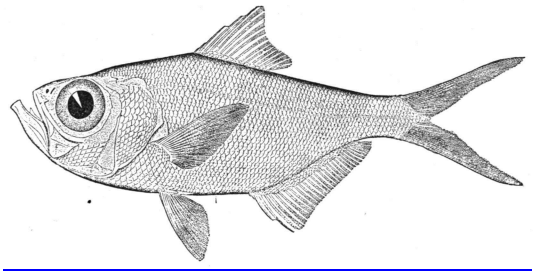


Рис. 400.—*Beryx splendens*, ⅓ нац. размер. (В честь Гуда и Бина.)

Это семейство примечательно сохранением двух архаичных признаков: большого количества лучей на брюшных плавниках и протока между воздушным пузырем и пищеварительным трактом; последний признак, однако, не универсален и был обнаружен только у двух родов (*Beryx* и *Holocentrum*). Чешуя на теле сильно различается, как и развитие шипов в вертикальных плавниках. У нескольких родов (*Melamphaes*, *Anoplogaster*, *Trachichthys* и др.) Головка усеяна большими слизистыми полостями, которые покрыты тонкой кожицей. Жерло обычно расположено далеко за брюшным плавником, но у *Paratrachichthys*, рода, тесно связанного с *Trachichthys*, оно занимает более переднее положение, между брюшными плавниками, в то время как у *Aphredoderus* с возрастом оно смещается еще дальше, открываясь на горле у взрослой особи.

Берициды были в изобилии представлены в меловых отложениях *бериксами* и другими родами, более или менее тесно связанными с живыми формами, и они, по-видимому, были предшественниками других членистоногих рыб. Известно, что в настоящее время около 70 видов, относящихся к 13 родам, обитают, в основном, на больших глубинах, в морях почти по всему миру. Но известна одна пресноводная форма, *Aphredoderus sayanus*, маленький пиратский окунь из Северной Америки, достигающий 5 дюймов в длину. Самые крупные морские формы (*Beryx* и *Gephyroberyx*) имеют размеры от 1 до 2 футов.

Последние роды: *Beryx*, *Polymixia*, *Aphredoderus*, *Melamphaes*, *Plectromus*, *Scopelogadus*, *Anoplogaster*, *Caulolepis*, *Trachichthys*, *Paratrachichthys*, *Gephyroberyx*, *Myripristis*, *Голоцентр*.

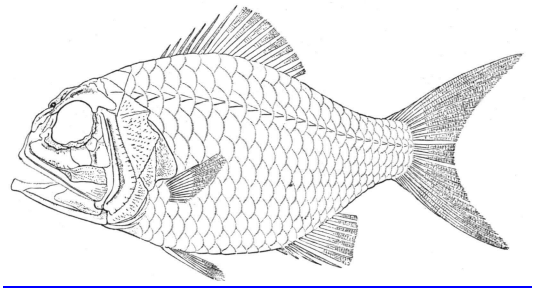


Рис. 401.—*Hoplopteryx lewesiensis*. (Восстановлено А. С. Вудвордом.)

Ископаемые роды: *Sphenocephalus*, *Acrogaster*, *Pycnosterinx*, *Hoplopteryx*, из верхнего мелового периода. *Asineops*, обитающий в эоцене Северной Америки, предположительно связан с *Aphredoderus*. *Берикс* представлен несколькими видами в верхнем меловом периоде, а *голоцентр* встречается в эоцене и миоцене.

Семейство 2. Одноцентровые.Единственный род *Monocentris*, включающий два вида, один из Японского, Китайского и Индийского морей, а другой из Южной части Тихого океана, очень близок к Berycidae, но отличается отсутствием ребер на шести передних позвонках, очень крупными костными чешуйками, образующими вместе кольчугу, и строением брюшного плавника, который сводится к крепкому позвоночнику и двум или трем очень коротким мягким лучам. Шипы спинного плавника очень прочные и изолированные.

Семейство 3. Пузырчатковые.Сходство, которое рыбы, объединенные в это семейство, имеют с *бериксами*, очень поразительно и касается как скелета, так и внешних признаков. Но брюшные плавники состоят из одного позвоночника и пяти мягких лучей, как у большинства акантоптеригий. *Батиклюпея* согласна с *Бериксом* в том, что обладает открытым каналом, ведущим к воздушному пузырю. Известно около двенадцати видов, относящихся к четырем родам: *Пузырчатка*, *Параприакантус*, *Неопемферис* из Индийского, Тихого и тропического Атлантического океанов и глубоководная *батиклюпея*из Индийского и Карибского морей, обитающая на глубинах от 145 до 419 морских саженей.

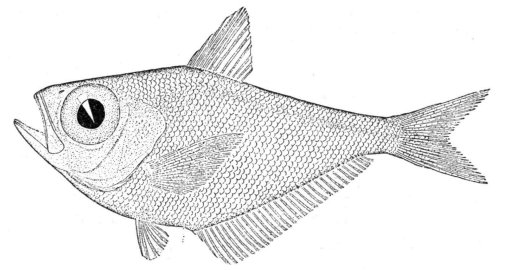


Рис. 402.—*Пузырчатка муэллери*. (В честь Джордана и Эверманна.)

Семейство 4. Centrarchidae.—Отсутствует подокулярная пластинка подорбиталей или подокулярная полочка; энтоптеригоид присутствует; небо зубчатое; зубы конической формы. Прекаудальные позвонки с поперечными отростками от третьего или четвертого до последнего; ребра в основном сидячие, позади поперечных отростков. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 5-7 жаберно-головных

лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии более или менее развиты, часто рудиментарны или отсутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Мягкая часть спинного плавника развита не сильнее, чем анальный. Плотоядные пресноводные рыбы, некоторые заходят в солоноватую воду. Известно, что многие из них строят гнезда. В основном обитатели Северной Америки, наиболее известными из которых являются солнечные рыбы (*Lepomis*) и черный окунь (*Micropterus*), несколько видов которых недавно были завезены в континентальную Европу. Основные роды: *Pomoxys*, *Centrarchus*, *Ambloplites*, *Chaenobryttus*, *Micropterus*, *Lepomis*, *Elassoma*, *Kuhlia*. Известно тридцать два вида.

Семейство 5. Cyphosidae.—Растительноядные рыбы, сходные по своим основным остеологическим признакам с предыдущими, отличающиеся внешними зубами, похожими на резцы, и густо покрытыми чешуей плавниками. Известно около 14 видов из Тихого и Индийского океанов, относящихся к 4 родам: *Cyphosus* (*Pimelepterus*), *Hermosilla*, *Sectator*, *Medialuna*.

Семейство 6. Lobotidae.—Как у Centrarchidae, но поперечные отростки позвонков очень короткие, а небо беззубое. Два рода: *Lobotes*, с двумя видами из теплых частей Индийского и Тихого океанов, Средиземного моря и Атлантического побережья Америки, и *Datnioides*, с двумя видами из устьев Ганга и рек Бирмы, Сиама, Малайского полуострова и архипелага.

Семейство 7. Toxotidae.Подокулярная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует; небо зубчатое; рот очень вытянутый; верхняя челюсть очень тонкая. Ребра сидячие, позади парапофизов, которые начинаются от третьего позвонка. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; 7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Единый род, *Toxotes*, включающий 5 видов из пресных вод и побережий Ост-Индии, Северной Австралии, Полинезии и Новой Зеландии. *Toxotes jaculator* получил свое название из-за привычки ловить насекомых, летающих у поверхности воды, выстреливая в них каплями воды, и эту привычку он сохраняет в неволе.

Семейство 8. Nandidae.—Отсутствует подокулярная полочка; отсутствует энтоптеригоидная часть; небо зубчатое; рот очень вытянутый. Прекаудальные позвонки с парапофизами с 7-го или 8-го; ребра в основном сидячие, позади парапофизов. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 6 жаберных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии отсутствуют. Нижние глоточные кости отделены. Мягкая часть спинного плавника развита не более, чем анальный. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Мелкие плотоядные пресноводные рыбы, которых известно 14 видов, относятся к 6 родам: *Nandus*, *Catopra* и *Badis* из Юго-Восточной Азии, *Polycentropsis* из Западной Африки, *Polycentrus* и *Monocirrus* из Южной Америки.

Семейство 9. Перцидии.—Отсутствует подокулярная пластинка суборбиталей; присутствует энтоптеригоидная. Передние позвонки без поперечных отростков; все или большинство ребер входят в поперечные отростки, когда они развиваются. По две ноздри с каждой стороны. Рот отсутствует, но слегка вытянут. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 6-8 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии более или менее развиты, часто рудиментарны, редко отсутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Мягкая часть спинного плавника развита ненамного сильнее, чем анальный; у последнего всего 1 или 2 шипа. Брюшные мышцы с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Включает около 90 видов из пресноводных районов Северного полушария, относящихся к 12 родам: *Perca*, *Lucioperca*, *Percina*, *Etheostoma*, *Boleosoma*, *Ulocentra*, *Diplesium*, *Ammocrypta*, *Crystallaria*, *Aspro*, *Percarina*, *Acerina*. Британскими представителями этого семейства являются окунь (*Perca fluviatilis*) и папоротник (*Acerina cernua*). Самыми крупными формами являются судаки или сандеры (*Lucioperca*) из Восточной Европы, Западной Азии и Северной Америки, которые достигают длины 4 футов и высоко ценятся для сервировки стола. Американские дротики (*Etheostoma* и союзники), с другой стороны, относятся к числу самых маленьких рыб, но многие из них примечательны своей яркой окраской.

Семейство 10. Acropomatidae.—Нечетко определенная группа морских рыб, в том числе глубоководных, помещенная здесь временно в качестве аннектанта между перцидами и серранидами (Pomatominae), отличающаяся от последних отсутствием подокулярной полки. Остистая спина короткая.

Около 28 видов, в основном из Тихого океана, распространены в 9 родах: *Propoma*, *Xenichthys*, *Xenocys*, *Synagrops*, *Malacichthys*, *Acropoma*, *Melanostoma*, *Epigonus* (*телескопы*), *динолесты*.

Семейство 11. Serranidae.—Вторая суборбитальная часть с внутренней пластинкой, поддерживающей глазное яблоко; присутствует энтоптеригоид; небо обычно зубчатое. Передние позвонки без поперечных отростков; все или большинство ребер расположены на поперечных отростках там, где они развиты. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 6 или 7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; обычно присутствуют псевдобранхии. Нижние глоточные кости обычно отделяются друг от друга. Мягкая часть спинной кости обычно развита ненамного сильнее, чем анальная. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 (редко 4) мягкими лучами.

Одно из крупнейших семейств рыб. Основные роды можно сгруппировать следующим образом:—

Серранины.—*Перцихтис, Перцилия, Латеолабракс, Нифон, Морон, Перкалаты, Гребневики, Маккуария, Синиперка, Кореоперка, Акантистий, Трахипома, Центрогенис, Полиприон, Олигорус, Стереолепис, Диноперка, Лиопропома, Авлакоцефал, Плектропома, Эпинефелус, Кромилепты, Парантии, Серраны, Центропристы, Хелидоперка, Гильбертия, Цезиоперка, Капрод, Антиас, Каллантиас, Псевдоплесиопс, Плезиопс, Трахинопс*.

Грамматические.—*Грамматист, Рифтик*. Приакантиновые.—*Приакантус, Псевдоприакантус*. Центропомины.—*Латес, Псаммоперка, Центропомус*. Поматомины.—*Поматомусы, Скумбрии*. Ambassinae.—*Амбассис*. Хилодиптерины.—*Хилодиптерус, Апогей*. Лучеперые.—*Лутоп, Глаукосома, Терапон, Гоплопагрус, Этелис, Априон, Афареус, Одонтонектес*. Цирритины.—*Цирриты, Cirrhitichthys*. Pentacerotinae.—*Пентакерос, Pentaceropsis, Гистиоптерус*.

Число современных видов составляет около 550, подавляющее большинство из которых морские.

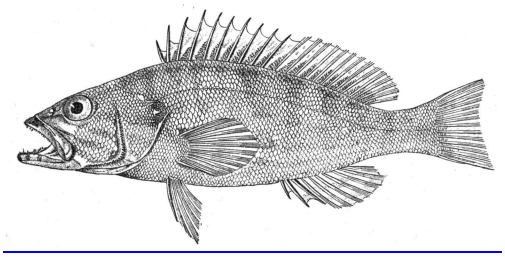


Рис. 403.—Морской окунь (*Serranus cabrilla*). × ⅓. (В честь Кювье и Валансьена.)

Самая ранняя ископаемая форма - *вытянутые* кости из верхнего мела Франции. *Морон*, *Серранус*, *Персихтис*, *Антиас* и *апогон* представлены в эоценовых и более поздних слоях.

Ареал обитания семейства почти космополитичен; лишь немногие морские окуни опускаются на сколь-нибудь большую глубину. Некоторые виды *Stereolepis* и *Epinephelus* достигают длины от 6 до 10 футов. Несколько видов *Serranus* (*S. cabrilla*, *S. scriba*, *S. hepatus*), обитающих в Средиземноморье и соседних частях Атлантики, и некоторые *Lutjanus* обычно являются гермафродитами. Некоторые *Chilodipterus* и *Apogon* примечательны своими привычками кормления: самец прячет яйца во рту.

Любопытные роды *Anomalops* и *Photoblepharon*, каждый из которых известен по одному виду с Малайского архипелага и Южной части Тихого океана, были отнесены к типам семейства **Anomalopidae**, систематическое положение которых остается неопределенным, поскольку остеологические признаки не изучались. Они примечательны подвижной заслонкой под глазом, несущей светящийся орган, природа которого недавно была исследована Максом Вебером.[714]

Семейство 12. Pseudochromididae.—Тесно связан с серранидами и связан с ними через *Плезиопса* и его союзников. Спинной и анальный плавники удлиненные и образованы в основном сочлененными мягкими лучами, шипы слабые и немногочисленные.

А. С двумя боковыми линиями: *Pseudochromis*, *Cichlops*.

Б. С единственной боковой линией: *Opisthognathus*, *Latilus*, *Caulolatilus*, *Lopholatilus*, *Malacanthus*, *Батимастер*, *Ратбунелла*.

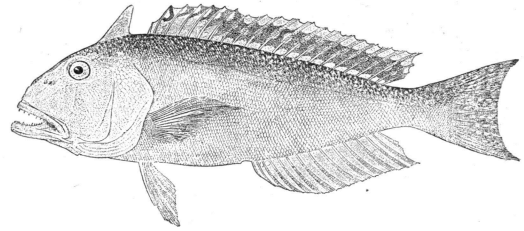


Рис. 404.—Черепичная рыба (*Lopholatilus chamaeleonticeps*). × ¼. (После Гуда и Бина.)

Морские, в основном небольшого размера, обитающие в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах. Около 30 видов. Одним из крупнейших и наиболее известных представителей этого семейства является черепица (*Lopholatilus chamaeleonticeps*), обитающая на дне так называемого склона Гольфстрима у побережья Новой Англии, где ее впервые наблюдали в 1879 году. Вода здесь обычно сравнительно теплая, поскольку поступает из перегретого региона Мексиканского залива. Во время серии необычайно сильных штормов в 1882 году эта масса воды была как бы отодвинута в сторону и заменена более холодной водой. В результате миллионы и миллионы этих рыб были убиты, и их мертвые тела буквально покрыли поверхность моря на сотни квадратных миль. Существовали опасения, что черепичная рыба была истреблена; однако это было не так, и за последние несколько лет рыба снова появилась в сносном изобилии.

Семейство 13. Цеполиды.—По основным признакам совпадает с предыдущим, но тело ленточное, с очень многочисленными позвонками (15 + 54) и очень удлиненными спинным и анальным плавниками, образованными мягкими лучами, из которых все, кроме первых трех спинного и первого анального, сочленены и разветвлены.

Хотя этих рыб до сих пор помещали рядом с Blenniidae, Gobiidae или Trachypteridae, это не что иное, как чрезвычайно вытянутые окуни, и они находятся в таком же отношении к Serranidae, в каком Trichiuridae находятся к Carangidae и Scombridae. Вряд ли они заслуживают того, чтобы их причисляли к семейству, отличному от Pseudochromididae.

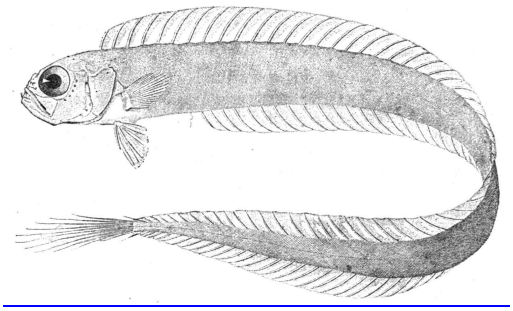


Рис. 405.—*Цепола красная*. × ½. (В честь Кювье и Валансьена.)

Два рода, *Cepola* и *Acanthocepola*, с 10 видами, из Средиземноморья и Северо-Восточной Атлантики, Индийского океана и Западной части Тихого океана. Ленточная рыба (*Cepola rubescens*), распространенная в Средиземноморье, иногда встречается у берегов

Великобритании; она достигает полутора футов в длину и примечательна своим ярко-красным цветом.

Семейство 14. Hoplognathidae.—Признаки Serranidae, но зубы срослись, образуя клюв, как у *тетродона*; небо беззубое.

Hoplognathus, 4 вида, из Тихого океана.

Семейство 15. Sillaginidae.—Как у Serranidae, но мягкая спинная и анальная части сильно удлинены, как у Pseudochromididae, от которых Sillaginidae отличаются отдельной остистой спинной частью. Небо зубчатое. Соединяет Serranidae и Sciaenidae.

Мелкие морские рыбы из Индийского и Тихого океанов, восходящие по рекам. Единственный род, *силлаго*, насчитывающий около 10 видов.

Семья. 16. Sciaenidae.—Также тесно связан с Serranidae. Спинной плавник с короткой остистой и длинной мягкой частью; анальный намного короче последнего. Небо обычно беззубое.

Большое семейство, насчитывающее около 150 видов, в основном морских. Principal genera: *Arripis, Sciaena, Corvina, Otolithus, Ancylodon, Nebris, Larimus, Pogonias, Haplonotus, Umbrina, Eques*.

Многие из этих рыб достигают больших размеров, и мясо почти всех пользуется спросом. Скудную рыбу (*Sciaena aquila*) иногда ловят на нашем побережье. Барабан (*Pogonias chromis*), названный так из-за издаваемых им звуков, как и у многих других сциенид, примечателен тем, что нижние глоточные кости соединены, как и у североамериканского пресноводного рода *Haplonotus*. Воздушный пузырь обычно большой и сложный, снабжен более или менее многочисленными придатками.

Семья. 17. Зародышевые.Сходятся по характеру позвоночного столба с Serranidae, но отличаются отсутствием подглазничной полочки; очень вытянутый рот обычно опускается при выпячивании, а верхнечелюстной отросток выдается вверх боковым отростком; небо беззубое; нижние глоточные кости обычно крупные и более или менее полностью сросшиеся.

Около 60 видов плотоядных, в основном мелких, рыб из тропических морей, относящихся к 3 родам: *Gerres, Equula, Gazza*.

Семейство. 18. Lactariidae.—Промежуточное звено между Serranidae и Trichodontidae. Подокулярной полки нет; небо зубчатое; жабро-надглазничных лучей 7; чешуя мелкая, циклоидальная, листопадная; остистая спинка короткая; анальный конец длиннее мягкой спинки; лопатка с двумя отверстиями.

Лактариус деликатесный, с берегов Южной Азии.

Семейство 19. Trichodontidae.— По характеру позвоночного столба сходны с Serranidae, но не имеют подглазничной впадины; тело голое, и анальный проход намного длиннее мягкого спинного; небо беззубое; всего 5 жаброостегальных лучей.

Два рода, каждый с одним видом, из Северной части Тихого океана, *Trichodon* и *Arctoscopus*, имеющие некоторое сходство с Trachinidae, с которыми их обычно ассоциировали.

Семейство 20. Latrididae.— Морские рыбы, занимающие промежуточное положение между Serranidae и Haplodactylidae, сходящиеся с первыми по размерам анального плавника, который почти такой же длины, как мягкий спинной, а со вторыми по отсутствию подокулярной полочки и заднему расположению брюшин. Единственный род, *Latris*, состоящий из 3 или 4 видов, с берегов Австралии и Новой Зеландии.

Семейство. 21. Haplodactylidae.—Подглазничная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует; небо обычно беззубое. Позвонки с поперечными отростками начиная с третьего или четвертого; все ребра прикреплены к поперечным отросткам, когда они присутствуют; передние надкостничные позвонки крепкие. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 5 или 6 жаберных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Мягкая часть спинного плавника развита намного сильнее, чем анальный. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами, расположены далеко позади грудных мышц, нижние лучи которых простые и более или менее утолщенные.

Это семейство включает роды *Haplodactylus, Chilodactylus, Chironemus* и *Threpterius*, насчитывающие около 30 видов из морей Южного полушария и Японии. Питаются они в основном ракообразными, моллюсками и другими беспозвоночными, обитающими среди морских водорослей.

Семья. 22. Pristipomatidae.—Подглазничная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует; небо беззубое. Позвонки с поперечными отростками начиная с третьего; все ребра прикреплены к поперечным отросткам. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; 5-7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Pristipoma, Haemulon, Diagramma и *Pentapus*распространены по всем тропическим и субтропическим морям, некоторые заходят в пресные воды. Известно около 130 видов.

Семейство 23. Sparidae.—Вторая суборбитальная часть с внутренней пластинкой, поддерживающей глазной шар; присутствует энтоптеригоидная форма; небо обычно беззубое; зубы часто либо режущиеся спереди, либо похожие на коренные по бокам. Позвонки с поперечными отростками со второго или третьего; все ребра прикреплены к

поперечным отросткам. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; 5-7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Мягкая часть спинного плавника развита ненамного сильнее, чем анальный. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Морской лещ насчитывает около 200 видов, распространенных по побережьям почти всего мира. Некоторые из них травоядны, но большинство - плотоядные.

Основные роды: *Scolopsis, Dentex, Synagris, Caesio, Maena, Oblata, Melambaphes, Girella, Doydixodon, Cantharus, Box*, *Crenidens, Pachymetopon, Dipterodon, Sargus, Charax, Lethrinus, Sphaerodon, Sparus, Pagrus, Pagellus*.

В слоях эоцена и миоцена в изобилии представлены останками *Sargus, Sparus, Pagrus, Pagellus*, а также вымершими родами *Ctenodentex, Sparnodus* и *Trigonodon*. Некоторые виды достигают длины в три фута, например, "баранья голова" из Северной Америки, одна из лучших морских рыб Соединенных Штатов, и "Шнаппер" (*Sparus unicolor*) из Австралии, также очень почитаемый. Известно, что некоторые атлантические и средиземноморские виды *самшита, саргуса, харакса, спаруса* и *пагеллуса* в норме или, по крайней мере, очень часто, являются гермафродитами.

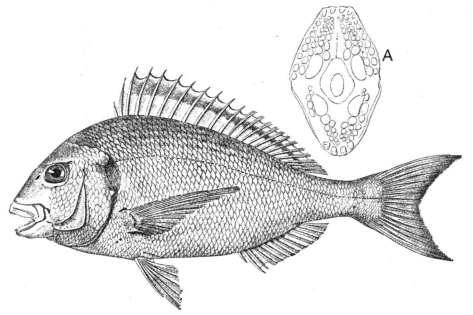


Рис. 406.—Морской лещ с позолоченной головкой (*Pagrus auratus*). A, его зубной ряд. (В честь Кювье и Валансьена.)

Семья. 24. Mullidae.— "Красные кефали" очень близки к семейству Sparidae, с которым они сходятся по строению позвоночного столба и наличию подглазничной полочки. Они отличаются очень слабым зубным рядом, наличием пары подъязычных усиков, уменьшенным количеством (4) жабрно-подколенных лучей и двойной перфорацией лопатки. Два коротких спинных плавника, удаленных друг от друга, передний со слабыми шипами.

Мелкие морские и солоноватоводные рыбы, питающиеся растительными остатками и разлагающимися веществами; обитатели почти всех тропических морей, простирающиеся до Северной Европы. Известно около 50 видов, относящихся к 5 родам: *Upeneoides, Upeneichthys, Mullus, Mulloides* и *Upeneus*.

Британскими видами являются *Mullus barbatus* и *M. surmuletus*, замечательные своим красивым розовым или красным цветом и высоко ценимые на рынке, хотя больше не пользуются той высокой оценкой, которой их отмечали римляне.

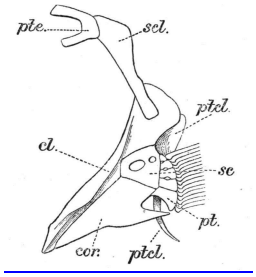


Рис. 407.—Лопаточная дуга *Mullus surmuletus*. *cl*, ключица; *кора*, клювовидная кость; *pt*, крыловидные кости; *ptcl*, заднеключица; *pte*, задневисочная кость; *sc*, лопатка; *scl*, надлопаточная кость.

Семейство 25. Scorpididae.—Вторая суборбитальная часть с внутренней пластинкой, поддерживающей глазное яблоко; присутствует энтоптеригоид; небо зубчатое. Ребра сидячие, позади парапофизов, когда они присутствуют. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; 7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости отделяются. Брюшные плавники, если таковые имеются, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Это семейство включает 12 видов с побережий Африки, Южной Азии, Австралии и Новой Зеландии, относящихся к 5 родам: *Scorpis*, *Atypichthys*, *Atyposoma*, *Henoplosus*, *Psettus*. Изображенная здесь рыба (*Psettus sebae*, рис. 408) отличается чрезмерной глубиной тела, которая больше, чем у любого другого вида.

Aipichthys, один из немногих видов акантоптеригий, о существовании которого известно в меловой период, по-видимому, принадлежит к семейству Scorpididae, как определено здесь, а не к Carangidae.

Семейство 26. Caproidae.—Признаки Scorpididae, но надвисочная часть полностью прикреплена к черепу.

Рыба-кабан (*Capros aper*) из Атлантики и Средиземноморья иногда встречается на наших южных побережьях и в высшей степени примечательна волосоподобными щетинками, которыми покрыта ее чешуя, что является крайним преувеличением "гребнеобразного" типа. Рот очень вытянутый, а позвонков всего 22 или 23 в количестве. *Antigonia*, единственный вид, обнаруженный в отдаленных точках Атлантического, Тихого и Индийского океанов, вероятно, связан с *Capros*, с которым, как полагают, он связан через ископаемый род *Proantigonia*из верхнего миоцена Хорватии.

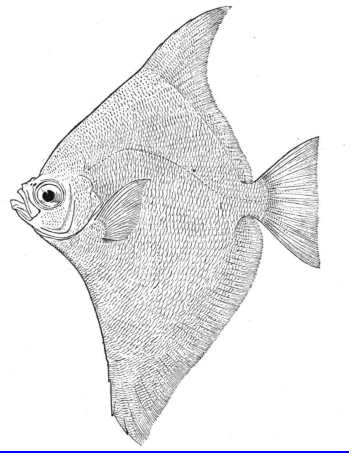


Рис. 408.—*Psettus sebae*, с Западного побережья Африки, × ½.

Семейство 27. Chaetodontidae.—Тесно связаны с более распространенными видами Scorpididae и, очевидно, произошли от них, отличаясь прикреплением жаберных перепонок к перешейку. Заднеспинка более или менее прочно соединена с черепом, иногда нечетко раздваивается. Рот маленький; небо беззубое; мягкие участки вертикальных плавников обычно покрыты чешуей; ребра обычно крепкие и лопастевидные; тело короткое и глубокое.

Большая группа, насчитывающая около 200 морских плотоядных рыб из тропиков, в основном небольшого размера, примечательных своими необычными формами, отметинами и яркой окраской. Особенно многочисленны они около вулканических пород и коралловых рифов.

Атлантический вид *Ephippus* (*E. faber*) во взрослом состоянии чрезвычайно примечателен чрезвычайно увеличенной шаровидной костной массой на затылке, образованной гипертрофией лобных и надзатылочных костей.

Основные роды: *Ephippus, Parapsettus, Scatophagus, Chaetodon, Chelmo, Heniochus, Holacanthus, Pomacanthus, Platax*.

Chaetodon, Holacanthus, Pomacanthus, Scatophagus, Ephippus и *Platax* были представлены в эоцене Европы.

Семейство 28. Drepanidae.—Род *Drepane*, включающий единственный вид из Индийского океана, очень тесно связан с Chaetodontidae, но у него отсутствует подокулярная полочка, и внешне он отличается очень удлиненным, серповидным грудным плавником.

Семейство. 29. Acanthuridae.—Более или менее развитый подокулярный выступ; присутствует энтоптеригоид. Рот очень маленький, не вытянутый, но слегка вытянутый, верхняя челюсть более или менее прочно прикреплена или анкилозирована к

предчелюстной; зубы конические, щетинистые или резцеобразные. Небо беззубое. Позвонки 22 или 23, передние позвонки с сильными поперечными отростками, начинающимися с первого; ребра и эпиплевральные отростки расположены на поперечных отростках. Заглавно-височная не отчетливо раздвоена, прикреплена к черепу. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки широко прикреплены к перешейку; 4 или 5 жабрно-подушечных лучей; жабр 4, щель позади четвертого; присутствуют псевдобранхии. Нижние глоточные кости отделяются. Тело покрыто мелкой, часто грубой чешуей. Спинной и анальный плавники удлиненные, с более или менее сильными шипами. Брюшные мышцы с 1 позвоночником и 2-5 мягкими лучами.

Семейство, насчитывающее около 80 видов, в основном травоядных, из тропических морей, относится к 6 родам: *Zanclus, Ctenochaetus, Acanthurus, Colocopus, Prionurus, Naseus*. Они образуют связующее звено между Chaetodontidae и Plectognathi.

Останки из европейского эоцена были отнесены к *Zanclus, Acanthurus* и *Naseus*, а также к вымершим родам *Aulorhamphus* и *Apostasis*.

Семейство. 30. Teuthididae.—Подокулярная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует. Рот очень маленький, клювообразный, не вытянутый, с зубами, похожими на резцы; верхняя челюсть соединена с предчелюстной. Небо беззубое. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки широко прикреплены к перешейку; 5 жаберно-ножных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточные кости раздельные. Надвисочная раздвоена. Позвонков 23, с сидячими ребрами и без парапофизов, эпиплевральные кости расположены на ребрах. Тело покрыто очень мелкой чешуей. Вертикальные плавники удлиненные, с сильными шипами, 6 или 7 в анальном. Брюшные с 2 шипами и 3 мягкими лучами между ними.

Единственный современный род, *Teuthis*, насчитывающий около 30 видов, травоядные рыбы из Индийского и Западной части Тихого океанов. Согласно Боттарду[715], укуса от шипов этих рыб очень боятся. *Archaeoteuthis*, из олигоцена Швейцарии.

Семейство 31. Osphromenidae.—Вторая суборбитальная с более или менее развитой внутренней пластинкой; энтоптеригоидная присутствует; небо зубчатое. Большая часть прекаудальных позвонков с поперечными отростками, к которым прикреплены ребра. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки прикреплены к перешейку; 4-6 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии отсутствуют. Нижние глоточные кости отделены. Вертикальные плавники очень разнообразны по протяженности, шипы иногда очень многочисленны, иногда отсутствуют. Брюшные плавники с не более чем 5 мягкими лучами, иногда редуцированными до нитевидного луча. Надветвленный дыхательный орган, расположенный в полости над жабрами.

Пресноводные рыбы, имеющие много общего с Anabantidae и также обитающие в Юго-Восточной Азии и Африке. Известно всего 22 вида, относящихся к 7 родам: *Helostoma*, *Polyacanthus*, *Osphromenus*, *Trichogaster*, *Luciocephalus*, *Betta* и *Micracanthus*. Последний, единственный африканский представитель семейства (один вид из огове), практически не отличается от малайского рода *Betta*. Большинство осфроменид известны как аквариумные рыбки. Самый крупный вид, гурами (*Osphromenus olfax*), достигающий 2 футов в длину,

обитающий на Малайском архипелаге, является одной из самых вкусных рыб Дальнего Востока и был акклиматизирован в Индии, на Гвианских островах и Маврикии. Домашняя разновидность китайского *Polyacanthus opercularis*, известная как *Macropodus viridi-auratus*, замечательная красотой своей формы и окраски, легко размножается в наших аквариумах. Подобно гурами, самец строит гнездо из пузырьков воздуха, укрепленных буккальным секретом, и присматривает за яйцами и детенышами. Маленькая *Betta pugnax* из Юго-Восточной Азии получила свое название из-за своего возбудимого характера, из-за которого сиамцы держат особей в стеклянных сосудах, где они участвуют в драках, для этой цели выращиваются специальные породы. Согласно Кантору, сиамцы в 1840 году были так же увлечены боями этих рыб, как малайцы своими петушиными боями, и лицензия на их выставку была выдана фермерским хозяйством, что приносило значительный годовой доход королю.

Семейство 32. Embiotocidae.—Вторая суборбитальная часть с внутренней пластинкой, поддерживающей глазное яблоко; энтоптеригоид присутствует; небо беззубое. Ребра сидячие, выше и позади парапофизов, где они присутствуют. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 5 или 6 жаберных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют. Нижние глоточки сросшиеся, с коническими или мостовидными зубцами. Анальный плавник с тремя шипами. Брюшные плавники с 1 шипом и 5 мягкими лучами.

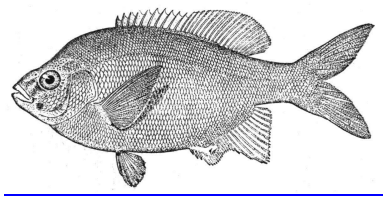


Рис. 409.—*Ditrema temminckii*, из Японии. × ⅓. (В честь Джордана.)

Мелкие или среднего размера рыбы, обитающие в Калифорнии и Японии, в основном морские, однако один вид обитает в пресных водах, в то время как другой опускается на большую глубину. Питаются в основном ракообразными, но один род (*Abcona*) является растительноядным. Название "Рыбы-серферы", под которым они обычно известны, относится к тому факту, что большинство видов обитает в прибое вдоль песчаных пляжей. Все они живородящие в самом строгом смысле этого термина, детеныши долгое время остаются плотно упакованными в мешковидное расширение яйцевода, аналогичное матке; при рождении они относительно большого размера и очень похожи по форме на родительницу, в то время как в более ранний период они отличаются гораздо более приподнятыми вертикальными плавниками. Известно двадцать четыре вида.[716] Основные роды: *Hysterocarpus*, *Abcona*, *Cymatogaster*, *Embiotoca*, *Ditrema*.

Семейство 33. Цихлиды.Подокулярная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует; небо беззубое; нижние глоточные кости более или менее полностью срослись, со срединным швом. Позвонки с парапофизами с третьей стороны; ребра чаще всего сидячие или подсосудистые. По одной ноздре с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 5 или 6 жаберных лучей; жабр 4, щель позади четвертого; псевдобранхии

отсутствуют. Спинной плавник с многочисленными шипами; анальный с 3 или более шипами. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

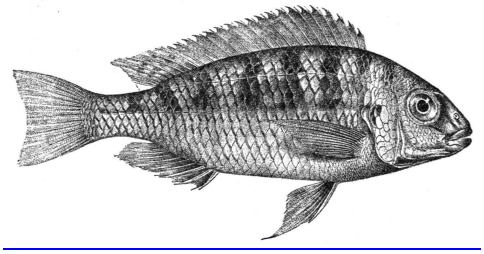


Рис. 410.—*Тилапия dardennii*, из озера Танганьика. ⅓ нат. размер.

Пресноводные или солоноватоводные рыбы, различающиеся по форме и строению зубов, некоторые плотоядные, другие в основном травоядные. У некоторых американских форм (*цихлы*) самцы и самки различаются во время сезона нереста, у самца появляется горб на макушке головы, который впоследствии исчезает. За икринками и молодняком ухаживают родители; самец или самка, в зависимости от вида, укрывают их во рту или глотке.[717] Эти рыбы, часто обозначаемые как "Хромиды", название, которое должным образом относится к представителям следующего семейства, обитают в Африке, Мадагаскаре, Сирии, Индии и на Цейлоне, а также в Центральной и Южной Америке, от Техаса до Уругвая. Различают около 45 родов, основанных в основном на количестве анальных шипов и зубных рядов, которое по разнообразию типов сравнимо с таковым у Characinidae. Из этих 45 родов 30 являются африканскими. 150 видов известны из Африки (с Сирией и Мадагаскаром), 140 из Америки и 3 из Индии и Цейлона.[718] Основные роды —африканские: *Lamprologus*, *Hemichromis*, *Paratilapia*, *Xenotilapia*, *Tropheus*, *Tilapia*, *Asprotilapia*, *Eretmodus*, *Plecodus*, *Pseudetroplus* . Американские: *Акара*, *Герои*, *Гигрогонус*, *цихла*, *Crenicichla*, *Chaetobranchus*, *Геофагус*, *Симфизодон*, *Птерофиллум*. Индеец: *Этроплюс*.

Ни одна часть мира не превосходит озеро Танганьика по разнообразию родовых и специфических видов цихлид, ихтиофауна этого великого озера в подавляющем большинстве состоит из представителей этого семейства.

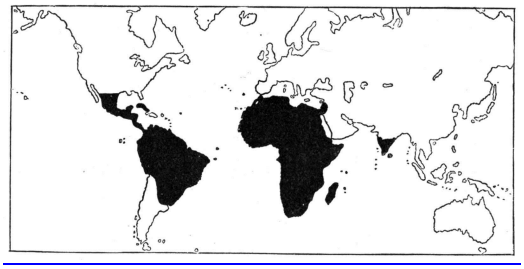


Рис. 411.—Распределение цихлид.

*Priscacara*из эоцена Северной Америки - единственный вымерший род, который можно отнести к этому семейству.

Семейство 34. Pomacentridae.Подокулярная полочка; энтоптеригоид присутствует; небо беззубое; зубы конической формы или резцеобразные; нижние глоточные части полностью соединены в одну кость. Позвонки с поперечными отростками с четвертого или пятого; ребра вставлены на поперечные отростки, если они присутствуют. По одной ноздре с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 5-7 жаброногих лучей; 3½ жабры; псевдобранхии присутствуют. Спинной плавник удлиненный, с многочисленными сильными шипами; анальный только с 2 шипами. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

Мелкие рыбы тропических и теплых морей, напоминающие Chaetodontidae по форме и образу жизни, также обычно блестящей окраски; по структурным признакам промежуточные между цихлидами и лабридами. Питаются в основном мелкими морскими животными, но виды с резцеобразными зубами полностью или в основном травоядны. Известно более 150 видов.

Основные роды: *Heliastes*, *Azurina*, *Amphiprion*, *Premnas*, *Dascyllus*, *Pomacentrus*, *Glyphidodon*, *Microspathodon*.

Предполагается , что семейство было представлено в верхнем эоцене и нижнем миоцене Италии вымершим родом *Odonteus*.

Семейство 35. Labridae.Подокулярная полочка отсутствует; энтоптеригоид присутствует; небо беззубое; передние зубы челюстей обычно крепкие и похожие на клыки, боковые зубы часто спаяны у основания; нижние глоточные кости полностью соединены в одну кость, с коническими или бугорчатыми зубцами. Позвонки с поперечными отростками начиная с третьего; все ребра прикреплены к поперечным отросткам. Губы толстые. По две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны или соединены с узким перешейком; 5 или 6 жаберных лучей; три с половиной жабры; псевдобранхии присутствуют. Спинной плавник удлиненный, с многочисленными, обычно тонкими шипами. Брюшные плавники с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами.

"Губаны" образуют большое семейство преимущественно ярко окрашенных морских рыб, обитающих на всех тропических и умеренных побережьях. Их режим частично травоядный, частично плотоядный. Известно около 400 видов. Основные роды: *Labrus*, *Tautoga*, *Malacopterus*, *Ctenolabrus*, *Chaerops*, *Platychaerops*, *Heterochaerops*, *Labrichthys*, *Cossyphus*, *Cirrhilabrus*, *Chilinus*, *Epibulus*, *Anampses*, *Platyglossus*, *Новакула*, *Юлис*, *Гомфозус*, *Чили*, *Корис*.

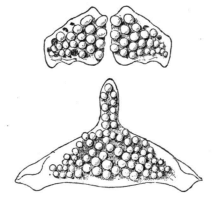


Рис. 412.—Верхняя и нижняя глоточные кости *Labrus maculatus*.

Было замечено, что некоторые представители этого семейства строят гнезда для защиты своих яиц и детенышей. Эти гнезда у европейского *Labrus*сделаны из морских водорослей, зоофитов, кораллов, осколков раковин и т.д. И являются работой как самца, так и самки.[719] Также в этом семействе сон впервые был замечен у рыб, и это было полностью подтверждено Мебиусом[720] on *Labrus rupestris*На

Как впервые указал Гюнтер, лабриды, обитающие в регионах с умеренным климатом, имеют большее количество позвонков (от 30 до 41), чем обитающие в тропиках (от 23 до 29), правило, которое в большей или меньшей степени применимо к другим семействам акантоптеригиевых. Останки *Labrus* и *Julis* встречаются в эоцене и миоцене Европы. Родственный ископаемый род, *Labrodon*, представлен многочисленными видами в третичных слоях Европы и Северной Америки. *Phyllodus*, *Egertonia*, *Platylaemus* и *Pseudosphaerodon*из эоцена и миоцена с сомнением относятся к этому семейству.

Семейство 36. Scaridae.Тесно связанные с предыдущими, с которыми их обычно объединяли, но отличающиеся более или менее сросшимися зубами, часто образующими клюв, как у попугая, нижние глоточные кости соединены в вогнутую или ложкообразную кость с плоскими, мозаичными зубцами; и развитием поперечных отростков от первого позвонка. Позвонки 24 или 25.

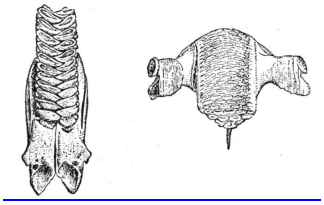


Рис. 413.—Верхняя и нижняя глоточные кости *Scarus strongylocephalus*. (В честь Джордана и Эверманна.)

Любопытные, в основном ярко окрашенные рыбы тропических морей и Средиземного моря, особенно многочисленны у коралловых рифов. "Губаны-попугаи" питаются в основном растениями, кораллами и твердокаменными моллюсками, для раздавливания которых хорошо приспособлены их зубные ряды. Самые крупные достигают длины 4 футов. Некоторые из них высоко ценятся как пища, в то время как другие считаются ядовитыми. Известно около 110 видов, относящихся к 8 родам: *Cryptotomus* (*Calliodon*), *Calotomus*, *Sparisoma*, *Scarus*, *Pseudoscarus*, *Odax*, *Coridodax*, *Siphonognathus*. Последний имеет очень необычную форму, голова и тело напоминают рыбу-трубочку.

Scarus обнаружен в эоцене и миоцене Европы.

Отдел II.—СКОМБРИФОРМНЫЕ.

Переднеспинка без костных остатков. Остистая спина, если она отчетлива, образована короткими или слабыми тонкими шипиками. Эпиплевральные мышцы обычно прикрепляются к центральной части, когда ребра сидячие, или к парапофизам позвонков, реже к ребрам. Грудная дуга похожа на дугу у персикообразных, но крыловидные плавники иногда более сокращены. Брюшные плавники грудные. Хвостовой плавник, если он хорошо развит, с очень многочисленными лучами, глубоко раздвоенными у основания.

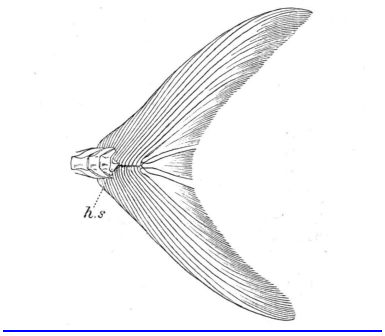


Рис. 414.—Хвостовой плавник *восточной сарды*. *h.s*, Гипуральный отросток.

Несмотря на естественные связи, ряд семейств, группирующихся вокруг скумбрии, предлагают так много модификаций строения, что почти невозможно поставить диагноз, отличающий каждого из ее представителей от Perciformes, с которыми они тесно связаны и от которых вряд ли заслуживают отделения. Даже после удаления многих родов, которые

были объединены с ними моими предшественниками и которые теперь будут найдены разбросанными по различным группам системы, нельзя дать хорошего определения Scombriformes. Скумбрия и конская ставрида взяты в качестве образцовыхформ, вокруг которых расположены более или менее аберрантные виды, но не настолько аберрантные, чтобы их можно было проследить до этих знакомых форм через ряд промежуточных сортов. Что касается внешних признаков, то можно утверждать, что спинной и анальный шипы, если они присутствуют, либо слабые и тонкие, либо, если они сильные, короткие и отдельно стоящие; хвостовой стебель сужен, а хвостовой плавник, если он хорошо развит, обычно глубоко раздвоен, а раздвоенные основания очень многочисленных лучей намного длиннее, чем у большинства Perciformes, охватывая по крайней мере значительную часть расширенных гипуральных костей, что характерно для Chaetodontidae, Acanthuridae и нескольких вымерших видов. которые были помещены вместе с карангидами, сразу же исключаются. Все они являются плотоядными и морскими, и многие из них являются пелагическими и имеют очень широкое распространение. Никаких представителей претертиария этого подразделения, как оно определено здесь, пока обнаружено не было.

Краткий обзор семей

I. Верхнечелюстные более или менее вытянутые, не клювообразные; чешуя маленькая или отсутствует, иногда с увеличенными боковыми щитками; остистый спинной плавник короткий или заменен рядом изолированных шипов; анальный обычно с одним или двумя шипами, отделенными от остального плавника.

Прекаудальные позвонки с поперечными отростками, за которыми крепятся ребра ..... 1. *Карангиды*.

Верхнечелюстные позвонки без хорошо развитых парапофизов, ребер и надплевральных костей расположены близко друг к другу в центральной части ..... 2. *Рахицентриды*.

II. Верхнечелюстные кости не вытянутые; чешуя обычно маленькая или отсутствует; тело более или менее удлиненное; спинной плавник удлиненный, одиночный или разделенный, без свободных шипов; свободных анальных шипов нет.

Присутствуют A. Pseudobranchiae.

Позвонки без поперечных отростков; мягкий спинной плавник длиннее остистого; грудные плавники высоко расположены по бокам ..... 3. *Скомбриды*.

Позвонки без поперечных отростков; мягкий спинной плавник короче остистого, если последние различимы; грудные плавники расположены низко по бокам ..... 4. *Трихиуриды*.

Позвонки без поперечных отростков; рыло, превращенное в копье ..... 5. *Гистиофориды*.

Позвонки с поперечными отростками, несущими ребра; морда выполнена в виде меча; брюшных костей нет ..... 6. *Мечевидные*.

Позвонки без поперечных отростков; жаберные перепонки прикреплены к перешейку; спинной и анальный плавники образованы из неартикулированных, широко расставленных лучей; зубной ряд очень слабый ..... 7. *Лувариды*.

B. Pseudobranchiae отсутствуют; отсутствуют хорошо развитые поперечные отростки прекаудальных позвонков; ребра и эпиплевральные кости расположены близко друг к другу в центральной части; морда короткая и очень глубокая ..... 8. *Корифеи*.

III. Верхнечелюстные кости не вытянутые, или если они слегка вытянуты, чешуя крупная; спинной и анальный плавники удлиненные, без отчетливого остистого разделения; большая часть верхнечелюстных позвонков с сильными гемапофизами, к которым прикреплены ребра ..... 9. *Брамиды*.

Семья. 1. Carangidae.—Более или менее вытянутые верхнечелюстные кости. Позвонки от 24 до 26; ребра позади парапофизов; эпиплевральные образования на парапофизах, редко на ребрах.[721] Тело покрыто мелкой чешуей или голое, часто с увеличенными щитками по бокам тела или хвоста; спинные шипы немногочисленны, тонкие или рудиментарные; более или менее развитый орешек примыкает к мягкой части анального отверстия, часто ему предшествует пара шипов, отделенных от остальной части плавника. Обычно присутствуют псевдобранхии. Обитатели морей умеренного и тропического регионов, многие виды имеют очень широкий ареал. Известно около 150 видов.

Основные современные роды: *Caranx*, *Chloroscombrus*, *Selene*, *Mene*, *Apolectus*, *Nematistius*, *Seriola*, *Seriolichthys*, *Naucrates*, *Trachynotus*, *Zalocys*, *Lichia*, *Paropsis*, *Chorinemus*. Виды *Caranx*, *Mene* и *Seriola* были описаны в эоцене и миоцене Европы, в которых встречаются также ископаемые роды, названные *Vomeropsis*, *Archaeus*, *Carangopsis*, *Carangodes*, *Ductor* и *Semiophorus*.

Семейство представлено на наших побережьях обыкновенной ставридой, *Caranx trachurus*. Детеныши этого вида держатся вместе небольшими группами по соседству с медузами, под которыми они ищут укрытия, когда их потревожат. Рыба-лоцман, *Naucrates ductor*, является по-настоящему широко распространенной пелагической рыбой, которая время от времени появляется у наших берегов, сопровождая крупных акул и корабли. Много написано о чудесных повадках этой маленькой рыбки, которая, как говорят, ведет акулу подобно лоцману, направляя ее к пище, в обмен на услуги лоцман пользуется защитой от страха, который внушает близость ее грозного компаньона его врагам среди других плотоядных рыб, и изобилием пищи из экскрементов акулы.[722]

Семейство 2. Rhachicentridae.—Верхнечелюстные кости слегка вытянуты. Позвонков 25 (11 + 14), без хорошо развитых парапофизов; ребра и эпиплевральные кости расположены близко друг к другу в центральной части. Тело покрыто очень мелкой чешуей; ряд коротких изолированных спинных шипов; мягкие спинные и длинные анальные; грудные мышцы расположены низко. Единственный род, *Rhachicentrum* (*Elacate*), с единственным видом с побережий тропических и более теплых частей Атлантики и Индийского океана.

Семейство 3. Скомбриды.—Верхнечелюстные кости крупные, не вытянутые, клювообразные. Позвонки 30-50, без поперечных отростков, но некоторые из задних прекаудальных позвонков с гемальными дугами; ребра вставлены в центральную часть или на гемальные дуги, если они присутствуют; все эпиплевральные позвонки расположены в центральной части. Чешуя циклоидальная и обычно очень мелкая (за исключением *гастрохизмы*), иногда отсутствует. Остистый спинной плавник, состоящий из тонких шипов, складывающихся в ножны; мягкий спинной плавник длиннее и разделен на плавнички, похожие на анальный; грудной плавник расположен высоко по бокам. Гипуральные кости полностью охвачены раздвоенными основаниями хвостовых лучей. Присутствуют псевдобранхии.

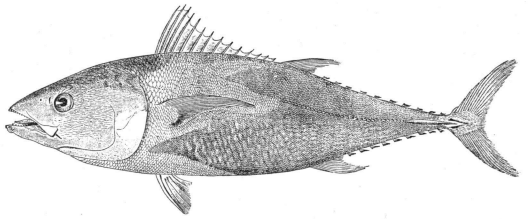


Рис. 415.Тунец (*Thunnus thynnus*). (В честь Кювье и Валансьена.) × ⅛.

Около 50 видов, отнесенных к следующим родам:—*Scomber*, *Auxis*, *Thunnus*, *Sarda*, *Cybium*, *Acanthocybium*, *Gastrochisma* (*Lepidothynnus*). Многочисленные ископаемые представители третичных слоев, принадлежащие к *Scomber*, *Auxis*, *Thunnus*, *Cybium* и вымершим родам *Eothynnus*, *Isurichthys*, *Palimphyes*, *Scombrinus*, *Sphyraenodus*, *Scombramphodon*.

Эти рыбы, изящные по форме и часто по цвету, являются одними из самых быстрых обитателей моря. Некоторые из них являются мигрирующими, как скумбрия (*Scomber scombrus*) из Северной Атлантики, в то время как другие примечательны своим широким распространением. Тунец (*Thunnus thynnus*), например, самый крупный представитель семейства, достигающий в длину 10 футов, обитает в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, простираясь на север до британских морей, Ньюфаундленда, Калифорнии и Японии. Она обеспечивает важные рыбные промыслы во Франции и Италии. Тунни - единственная рыба, о которой известно, что она теплокровная.

Семейство. 4. Trichiuridae.—Верхнечелюстные кости не вытянуты. Позвонки от 32 до 160, без поперечных отростков; ребра сидячие, в центральной части или на нижних дугах, если они присутствуют; эпиплевральные позвонки, если они хорошо развиты, в центральной части. Чешуя очень мелкая или отсутствует. Остистая часть спинного плавника намного длиннее мягкого, шипы более или менее слабые. Грудные плавники расположены низко по бокам. Присутствуют псевдобранхии.

Представители этого семейства демонстрируют большие различия в форме тела, которое, хотя всегда сильно сжато, мало чем отличается от тела макрели у более нормальных видов, таких как *Thyrsites* и *Ruvettus*, в то время как в цепочке родов оно обычно принимает чрезвычайно вытянутую форму; одновременно с этим удлинением тела спинной плавник теряет свою дифференциацию на две части, брюшные стенки сокращаются и исчезают, как у ножнистой или морозильной рыбы (*Lepidopus caudatus*), в то время как хвостовой плавник уменьшается в размерах, теряет свою вилкообразную форму и окончательно теряется у *трихиурусов*, у которых тело имеет лентовидную форму и сужается к концу.

Известно около 25 видов, которые являются пелагическими и широко распространены, многие опускаются на большие глубины.

Основные ныне живущие роды: *Ruvettus*, *Thyrsites*, *Epinnula*, *Nesiarchus*, *Nealotus*, *Prometichthys*, *Dicrotus*, *Gempylus*, *Aphanopus*, *Lepidopus*, *Euoxymetopon*, *Benthodesmus*, *Eupleurogrammus*, *Трихиурус*.

Останки нескольких видов, относящихся к *Thyrsites*, *Lepidopus*, а также к вымершим родам *Thyrsitocephalus*, *Hemithyrsites* и *Trichiurichthys*, были обнаружены в олигоцене и миоцене Европы.

Семейство 5. Гистиофориды.Верхнечелюстные кости не вытянуты; морда оформлена в рострум в форме копья; передняя кость; зубы мелкие. Тело удлиненное, покрыто мелкой или рудиментарной чешуей. Позвонков 24 или 25, без поперечных отростков; ребра сидячие; надфюзеляжных нет. Один или два спинных плавника без отчетливо выраженной остистой части. Грудной плавник расположен низко сбоку. Присутствуют псевдобранхии.

Рыбы-паруса - крупные океанические рыбы, наделенные огромной силой и быстротой, обитающие в тропических и субтропических морях. Различимы четыре или пять видов, которые можно отнести к двум родам: *Histiophorus*, с единственным спинным плавником и 2 или 3 брюшными лучами, и *Tetrapturus*, с спинным плавником, разделенным на две части, и единственным брюшным лучом.[723]

Ископаемые гистиофориды известны из эоценовых и более поздних отложений Европы и Америки. Доктор А. С. Вудворд отмечает, что известные окаменелости слишком несовершенны, чтобы их можно было с уверенностью отнести к соответствующим родам. Большинство из них, вероятно, принадлежат к *Histiophorus*, но по крайней мере один род из эоцена (*Xiphiorhynchus*), по-видимому, хорошо различим.

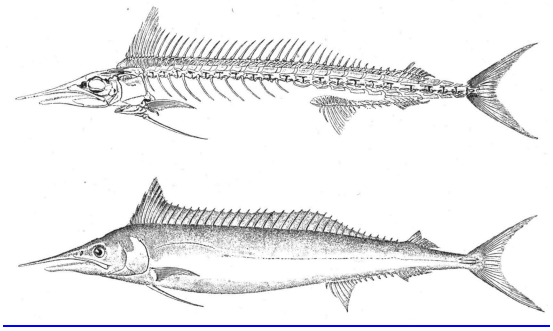


Рис. 416.—*Tetrapturus belone*, из Средиземноморья. (В честь Кювье и Валансьена.) × ⍰.

Малоизвестное вымершее семейство **Palaeorhynchidae**, обитавшее в морях эоценового, олигоценового и миоценового периодов, с родами *Palaeorhynchus* и *Hemirhynchus*, вероятно, тесно связано с Histiophoridae. Позвонков насчитывается от 50 до 60, а ребра полностью окружают тело. У *Palaeorhynchus* обе челюсти в равной степени выполнены в виде энсиформного оружия. *Блохиус*из эоцена, с ромбовидными, слегка перекрывающимися костными щитками на теле, возможно, также следует отнести к этому семейству.

Семейство 6. Xiphiidae.— Отличается от предыдущего отсутствием передней кости и позвонками (в количестве 26), которые в прекаудальной области снабжены короткими, но хорошо развитыми поперечными отростками, к которым прикреплены короткие ребра.

Брюшные плавники отсутствуют, грудные мышцы вставлены на место, которое они обычно занимают. Взрослая особь без зубов и чешуи.

Единственный вид, рыба-меч (*Xiphias gladius*), распространенный почти по всему миру и изредка встречающийся на побережьях Великобритании и Ирландии.

Семейство 7. Luvaridae.—Рот маленький, предчелюстные не вытянуты, с очень слабыми зубными рядами. Жаберные перепонки прикреплены к перешейку. Позвонков 23, без поперечных отростков; ребра лопастевидные, вставлены в центральную часть; эпиплевральных мышц нет. Тело грубое, с мелкими чешуйками. Спинной и анальный плавники удлиненные, образованы из нерассеченных, широко расставленных лучей. Грудные плавники опущены довольно низко; брюшные органы сильно редуцированы, две половины таза срослись в единую кость. Надключица срослась с раздвоенной заднебоковой. Гипуральные кости полностью охвачены раздвоенными основаниями хвостовых лучей. Присутствуют псевдобранхии.

Luvarus imperialis, редкая пелагическая рыба из Атлантики, Средиземноморья и Тихого океана, достигающая в длину 6 футов, которую иногда отлавливают у наших берегов, является единственным представителем этого семейства. О повадках этой странной рыбы известно очень мало. Чрезмерная длина кишечника и слабые зубные ряды указывают на то, что он питался частично растительной пищей, частично мелкими животными; обстоятельства, при которых были пойманы определенные экземпляры, как правило, указывают на то, что они следуют за потоками пелагической жизни, такими как привлекающие внимание гигантской акулы с аналогичным распространением.

Семейство 8. Coryphaenidae.—Верхнечелюстные кости маленькие, не вытянутые. Позвонки 30-33, без поперечных отростков; ребра и надкостничные кости плотно прилегают друг к другу в центре. Тело удлиненное; чешуя мелкая, циклоидальная или удлиненно-ланцетная. Спинной и анальный плавники сильно удлиненные, без отчетливых шипов. Грудные плавники расположены довольно низко сбоку. Псевдобранхии отсутствуют.

"Дельфины" (*Coryphaena*), из которых можно выделить только два вида, представляют собой крупных пелагических рыб с плотоядными повадками, преследующих Летучих рыб. Они вырастают до 6 футов в длину, и их мякоть очень ценится. Их глубокая голова с короткой мордой и длинное, вытянутое кзади тело, заканчивающееся большим раздвоенным хвостовым плавником, придают им своеобразный вид.

Семейство 9. Брамидовые.Верхнечелюстные кости маленькие, не или, но слабо вытянутые; верхнечелюстные кости большие, чешуйчатые. Позвонки 42-47, прекаудальные без поперечных отростков, но в основном с грудными дугами, к которым прикреплены ребра, эпиплевральные вставлены в центр. Тело глубокое; чешуя умеренная или крупная, сильно усеченная, с отростками, которые, по крайней мере в определенных частях, служат для соединения рядов чешуи. Спинной и анальный отделы удлиненные, некоторые или все лучи простые, но не образующие настоящих шипов. Грудные расположены довольно низко сбоку, свободно перемещаются вверх и вниз. Присутствуют псевдобранхии.

Пелагические рыбы, часто опускающиеся на большие глубины. Известно около 12 видов,[724] относящихся к 6 родам: *Brama*, *Taractes*, *Pterycombus*, *Pteraclis*, *Bentenia* и *Steinegeria*. *Taractes*, которого часто путают с *Брамой*, отличается от нее не только более крупной килевидной чешуей, но и вытянутым ртом и гораздо большим развитием большинства ребер, которые образуют изогнутые пластинки большой ширины.[725] *Птераклис* очень примечателен огромными, похожими на паруса спинным и анальным плавниками.

Отдел III.—ЗЕОРГОМБИ.

Аберрантные, сильно сжатые персикообразные, с очень короткой прекаудальной областью, сильно измененные, как у плоских рыб, достигающие высшей точки в асимметричных формах и характеризующиеся сочетанием увеличенного числа (от 7 до 9) брюшных лучей с отсутствием гипуральной ости (благодаря которой берициды исключены), *или* асимметрией черепа у форм, у которых ость брюшного плавника утрачена.

Среди симметричных форм существующие зейды сходятся с Berycidae в наличии более пяти мягких лучей на брюшных плавниках и, вероятно, произошли вместе с эоценовыми амфистиидами от какой-то общей предковой группы, которую еще предстоит обнаружить в меловых отложениях. Эти зейды имеют много общего с Pleuronectidae,[726] и могли бы рассматриваться как составляющие часть семейства, из которого произошли последние, если бы они не утратили последнюю половину жабр. *Амфистий*, вероятно, более близок к Pleuronectidae, которые, возможно, произошли непосредственно от семейства, единственным известным представителем которого он пока является.[727]

Это подразделение охватывает только три семейства:—

Отчетливо выраженный остистый спинной плавник; анальные шипы отделены от мягкой части; брюшной отросток; три с половиной жабры с четырьмя щелями между ними ..... 1. *Зейды*.

Спинной и анальный шипы немногочисленны, переходят в мягкие лучи; брюшной позвоночник ..... 2. *Amphistiidae*.†

Шипов нет; череп изогнут спереди, с двумя глазницами по бокам; 4 жабры, щель позади четвертой ..... 3. *Pleuronectidae*.

† Вымерший.

Fam. 1. Zeidae.—Отсутствует подокулярная полочка; предчелюстные кости сильно вытянуты. Жаберные перепонки без перешейка; 7 или 8 жаберно-головных лучей; 3½ жабры; псевдобранхии хорошо развиты. Нижние глоточные кости разделены. Позвонки 30-46, передний с сидячими ребрами, задний praecaudals с длинными нервными отростками, изогнутыми вперед и с поперечными отростками, направленными вниз, образующими гемальные дуги и несущими ребра на своих концах; эпиплевральные позвонки сильно редуцированы или отсутствуют; гипуральный большой, без базального отростка, присутствующего у большинства Perciformes и всех Scombriformes и Percesoces, имеющий менее 20 лучей. Спинной и анальный плавники удлиненные, первый с отчетливо выраженной остистой частью, второй с 1-4 шипами, отделенными от мягкой части. Грудной плавник поддерживается 4 крыловидными костями, из которых 3 соприкасаются с перфорированной лопаточной костью; заднев-скальный раздвоен и прочно прикреплен к черепу. Брюшной плавник с 1 хребтом и 6-8 мягкими лучами.

Чешуя мелкая или мельчайшая, иногда твердая и шероховатая, прочно сросшаяся в вертикальные ряды; у основания вертикальных плавников могут присутствовать костные пластинки. Воздушный баллон присутствует.

Из Атлантического и Тихого океанов известно двенадцать видов, относящихся к 5 родам: *Grammicolepis*, *Cyttus*, *Cyttopsis*, *Zenion* и *Zeus*. *Oreosoma* была основана на молодой форме рыбы, родственной *Cyttus*. Останки *Zeus* встречаются в олигоцене, и *Cyttoides* того же периода сравнивали с *Cyttus*.

За стол высоко ценится хорошо известный Джон Дори (*Зевс Фабер*).

Семейство 2. Amphistiidae.—Единственный известный представитель этого семейства, верхнеэоценовый *Amphistium paradoxum*, первоначально описанный как *Pleuronectes*, имеет много общего с Zeidae, от которых отличается меньшим количеством позвонков (10 + 14), а также более редуцированными, сросшимися и непрерывными с рядом мягких лучей спинными и анальными шипами; чешуя более нормальная и заостренная; брюшные плавники с 1 позвоночником и 8 мягкими лучами. Эта рыба, по-видимому, во всех отношениях осознает прототип Pleuronectidae до того, как они приобрели асимметрию, которая характеризует их как группу.

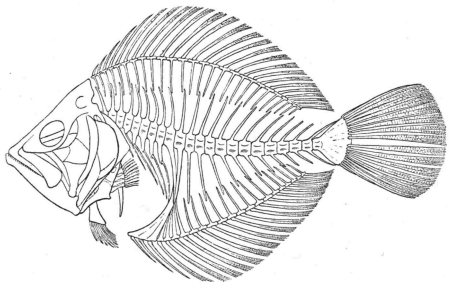


Рис. 417.—Реставрация *Amphistium paradoxum*. × ½.

Семейство 3. Pleuronectidae.Голова асимметричная, череп вывернут спереди, с двумя глазницами на одной стороне у взрослого человека; сторона тела, на которой расположены глаза и которая при жизни обращена вверх, была цветной, другая сторона бесцветная и слепая. Рот более или менее вытянутый. Жабр 4, щель позади четвертой; присутствуют псевдобранхии. Нижние глоточные кости обычно разделены, редко соединены несовершенно. Позвонков 24 в наиболее распространенной форме (*псеттоды*), у других варьируются от 28 до 65, прекаудальные позвонки в основном с более или менее развитыми поперечными отростками, которые могут быть направлены вниз и превращаться в гемальные дуги; присутствуют ребра и эпиплевральные позвонки. Хвостовой плавник, если он хорошо развит, поддерживается большим гипуральным плавником, обычно без базальной ости или бугорка. Спинной и анальный плавники сильно удлиненные, без шипов, первый часто простирается на голове. Парные плавники часто редуцированы, иногда отсутствуют; если они полностью развиты и нормально сформированы, кости грудного и тазового поясов такие же, как у зейд. Брюшные плавники обычно с 5-7 мягкими лучами.

Чешуя обычно зубчатая, циклоидная или гребневидная; редко отсутствует; иногда присутствуют костные бугорки. Воздушный пузырь отсутствует.

Большинство видов и даже родов имеют либо левостороннее, либо правостороннее расположение, но у некоторых это непостоянно, включая наиболее обобщенный род, *Psettodes*. Самые молодые прозрачны и симметричны, с глазами с каждой стороны, и плавают в вертикальном положении, как другие рыбы. Эти личиночные формы были описаны как отдельные роды под названиями *Peloria*, *Bibronia*, *Charybdia* и др. По мере их роста глаз с одной стороны постепенно перемещается на другую сторону, где он становится верхним глазом. Если в этом возрасте спинной плавник не распространяется на лобную область, мигрирующий глаз просто перемещается по линии профиля, временно принимая положение, которое он сохраняет у *Psettodes*, *Atheresthes* и *Platysomatichthys*; у других родов спинной плавник уже распространился на морду до того, как произошла миграция, и глаз, проходя между лобной костью и тканями, поддерживающими плавник, по-видимому, проходит из стороны в сторону через голову, как полагали некоторые из более ранних наблюдателей.[728]

Плоские рыбы представляют собой большую группу, насчитывающую около 500 видов, в основном морских, несколько видов, относящихся к подошве, обитают в пресных водах Южной Америки и Малайского архипелага. Они простираются от полярного круга до южных побережий Южного полушария; многие встречаются на больших глубинах (*Citharichthys dinoceros* достигает 955 морских саженей). Хорошо сохранившиеся останки, относящиеся к *ncemme* встречаются в верхнем эоцене, а вид *Solea* известен из нижнего миоцена.

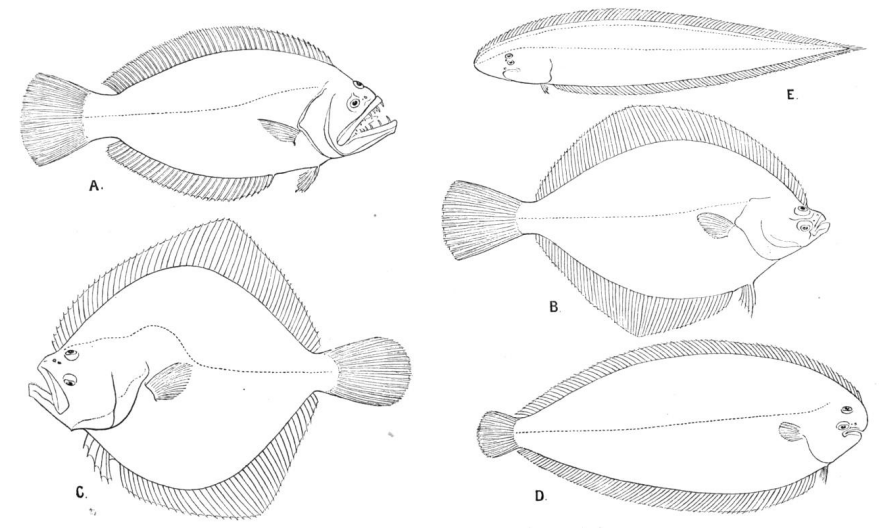


Рис. 418.- Очертания различных плевронектид, показывающие различия в форме. **A**, *Psettodes erumei*; **B**, *Pleuronectes platessa*; **C**, *Psetta maxima*; **D**, *Solea vulgaris*; **E**, *Cynoglossus lingua*.

Удовлетворительная классификация Pleuronectidae все еще является желательной и не может быть предпринята до тех пор, пока не будет тщательно изучена остеология очень многочисленных форм. Даже разделение на две основные группы, рассматриваемые некоторыми недавними авторами как семейства, Pleuronectidae и Soleidae, основано на признаках, которые, как показывает изучение большого числа родовых типов, не являются постоянными. Таким образом, первые были определены как имеющие отчетливый внешне предглазничный край, морду, не выступающую за пределы рта, ноздри с двух сторон на окрашенной стороне или ноздри на слепой стороне высоко у линии спины головы; у вторых предглазничный край скрыт под кожей, морда более или менее выступает за пределы рта, а носовой орган слепой стороны расположен аналогично носовому органу глазной стороны. Однако роды *Aphoristia* и *Peltorhamphus*, а также другие виды Подошвенных, показывают исключения из этого определения.[729]

Основные роды: *Psettodes*, *Atheresthes*, *Platysomatichthys*, *Hippoglossus*, *Hippoglossoides*, *Hippoglossina*, *Poecilopsetta*, *Chascanopsetta*, *Paralichthys*, *Pleuronectes*, *Glyptocephalus*, *Citharus*, *Rhomboidichthys*, *Псетта* (*Ромб*), *Арноглосс*, *Зевакоптерус*, *Чешуекрылый ромбик*, *Аммотретис*, *Ромбосолея*, *Солея*, *Ахирус*, *Ахиропсис*, *Солеотальпа*, *Синаптура*, *Аммоплевропс*, *Афористия*, *Киноглосс*, *Симфурус* (*Плагузия*).

Ниже приведены основные представители Британии, которые ценятся в качестве пищи: — Палтус (*Hippoglossus vulgaris*), безусловно, самая крупная из всех плоских рыб, достигающая длины 10 футов и более; Длинный шершавый окунь (*Hippoglossoides limandoides*); камбала (*Pleuronectes platessa*); камбала (*P. flesus*), которая поднимается вверх по ручьям; окунь (*P. limanda*); Мазок, часто называемый лимонной подошвой (*Glyptocephalus microcephalus*); ведьма (*G. cynoglossus*); Мегрим или Дуновение (*Lepidorhombus megastoma*); тюрбо (*Psetta maxima*); брилл (*P. laevis*); и Камбала (*Solea vulgaris*).

Отдел IV.—КУРТИФОРМНЫЕ.

Переднегрудь без костных остатков. Спинные шипы слабые, немногочисленные. Лопатка отсутствует, клювовидный отросток поддерживает четыре маленьких крыловидных отростка. Брюшные плавники грудные.

Семья. 1. Куртиды.—Род *Kurtus* с единственным видом из Индийского и Тихого океанов образует изолированную, очень аберрантную группу. Сильно сжатое тело покрыто мельчайшими рудиментарными чешуйками; спинная часть короткая, с несколькими градуированными шипиками, а анальная сильно удлиненная, с 2 маленькими шипиками; брюшные органы образованы из 1 позвоночника и 5 мягких лучей. Позвоночный столб состоит из 24 позвонков; ребра третьего и четвертого свободные и тонкие, в то время как следующие неподвижно закреплены между кольцами, образованными в результате окостенения внешней оболочки удлиненного воздушного пузыря уникальным среди рыб способом. Череп отличается очень сильным, зубчатым затылочным гребнем, который заканчивается кзади изогнутым вперед позвоночником; суборбитальные кости тонкие и не выделяют субокулярной пластинки. *Курт указательный* не превышает в длину 5 дюймов.

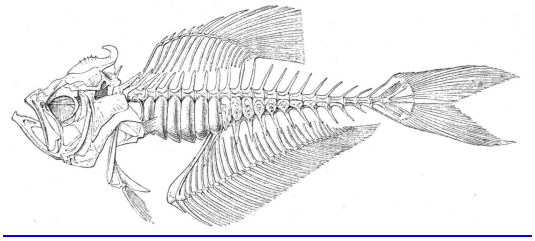


Рис. 419.—Скелет *куртуса указательного*.

Отдел V.—Gobiiformes.

Переднеспинка без костных остатков. Основание черепа простое. Остистая спина, если она присутствует, образована несколькими гибкими лучами. Ни одна из эпиплевральных костей не прикреплена к центру позвонков в прекаудальной области. Лопатка и клювовидная кость более или менее редуцированы или даже рудиментарны; крыловидные кости большие, в количестве 4 или 5, образующие вместе тонкую пластинку, которая соприкасается с ключицей или узко отделена от нее; одна или две крыловидные кости соприкасаются с клювовидной корой. Брюшные плавники грудные.

Gobiidae, которые одни составляют этот отдел, не очень далеки от Perciformes и, возможно, произошли от типа, не сильно отличающегося от Percidae.

Семейство 1. Gobiidae.—Суборбитальная дуга со связками или отсутствует. Жаберные перепонки более или менее широко прикреплены к перешейку; 4-6 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; часто присутствуют псевдобранхии. Все или большая часть прекаудальных позвонков с поперечными отростками, несущими ребра, к которым прикреплены эпиплевральные позвонки. Задне-височный раздвоен, как у нормальных Perciformes. Брюшные плавники с 1 слабой спинкой и 4 или 5 разветвленными лучами, часто объединенными в сосательный диск, поперечная складка кожи у их основания завершает чашечку.

Голова обычно более или менее вдавлена, тело варьируется от короткого и толстого до удлиненного и имеет форму угря, но никогда не с очень большим количеством позвонков, их от 24 до 37 (10-14 + 13-24); чешуя циклоидальная или гребневидная, или отсутствует; боковой линии нет; рот средний или большой, зубной ряд разнообразный; мягкие спинной и анальный плавники развиты почти одинаково, варьируя от очень короткого до очень удлиненного; обычно имеется большой анальный сосочек.

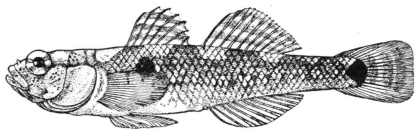


Рис. 420.—*Гобиус рутенспарри*. Нац. размер. (От Холта и Бирна, *Отчет о рыболовстве Ирландии за 1901 год*.)

Большое семейство, насчитывающее около 600 видов, подавляющее большинство морских, в основном плотоядных и небольшого размера. Самая крупная форма (*Eleotris marmorata*, из рек Сиама, Борнео и Суматры) вырастает почти до 3 футов, в то время как самая маленькая (*Mistichthys luzonensis*, с Филиппин) достигает всего 12-14 миллиметров и считается самым маленьким из известных позвоночных. Гобииды встречаются во всех морях за пределами арктического и Антарктического кругов, и у них есть представители в пресных водах всех частей света.

Роды многочисленны, но их трудно определить. Следующие являются основными: *Eleotris*, *Oxymetopon*, *Vireosa*, *Rhyacichthys*, *Gobius*, *Crystallogobius*, *Aphia*, *Gobiosoma*, *Gobiodon*, *Benthophilus*, *Typhlogobius*, *Luciogobius*, *Sicydium*, *Чечевица*, *Периофтальм*, *Болеофтальм*, *Амблиопус*, *Трипаухен*, *Трипаухенихтис*. *Oxuderces*, которые были выделены в отдельное семейство, по-видимому, отличаются от *трипохеновых* только отсутствием брюшных плавников. Окаменелости, относящиеся к *гобию*, были описаны в верхнем эоцене и миоцене Европы, но нет удовлетворительных доказательств того, что они действительно принадлежат к этому семейству.

Гобиусы, несколько видов которых часто встречаются у наших берегов, привлекли особый интерес своими повадками в течение гораздо более длительного сезона размножения. Самец, обычно более ярко окрашенный, чем самка, охраняет яйца, которые самка либо просто прикрепляет к нижней поверхности камней или сорняков, либо в своего рода гнезде, построенном и поддерживаемом ею в постоянном ремонте. Это гнездо обычно делается из панциря *кардиума*, *коленной чашечки*, *галиотиса*и т.д. Или из панциря краба, обращенного выпуклостью вверх и покрытого песком; песок под ним выдолблен, а сбоку круглое отверстие, покрытое слизью, выделяемой кожей самцов рыбы, обеспечивает доступ внутрь; яйца, которые имеют удлиненную и грушевидную форму, прилипают к внутренней поверхности панциря, образуя крышу.[730] Любопытной британской формой является *Aphia pellucida*длиной в два дюйма, которую из-за прозрачного и почти бесцветного тела долгое время ошибочно принимали за мальков какой-то более крупной рыбы. Среди экзотических форм следует упомянуть слепого бычка (*Typhlogobius californiensis*), двух дюймов длиной, однородного светло-розового цвета, без чешуи, с очень маленькими глазами, сведенными к простым остаткам, покрытыми кожей и функционирующими только у молодых, живущего как слизняк под камнями между отметками прилива на побережье Калифорнии;[731] и рыбу-ходунка или рыбу-прыгуна (*Periophthalmus*), различные виды которой в большом изобилии встречаются на илистых отмелях у берегов Калифорнии. устья рек тропической Африки, Азии и северо-Западной Австралии, передвигающиеся с помощью мускулистого чешуйчатого основания грудных плавников, с поднятой головой и парой сильно выступающих универсальных глаз, близко посаженных.[732]

Отдел VI.—ДИСКОЦЕФАЛЫ.

Сильно аберрантные акантоптеригианы с передним спинным плавником, видоизмененным в сосущий, поперечно слоистый овальный диск[733] на голове, череп очень сильно уплощенный и с простым основанием черепа. Грудные лучи расположены на маленькой продырявленной лопатке и на четырех крыловидных суставах в форме песочных часов, три из которых соприкасаются с клювовидной костью. Брюшные отделы грудные.

Семейство 1. Echeneididae.—Верхняя челюсть тонкая, прирастает к верхней поверхности передней челюсти; суборбитальная дуга тонкая. Грудной плавник высоко поднят; надключица сильно редуцирована; брюшной плавник с одним хребтом и пятью мягкими лучами. Тело удлиненное и покрыто мелкой чешуей; мягкие спинной и анальный плавники удлиненные и противопоставлены друг другу. Все прекаудальные позвонки с очень сильными парапофизами, передний также с диапофизами; ребра и эпиплевральные позвонки развиты почти одинаково, оба расположены на конце парапофизов.

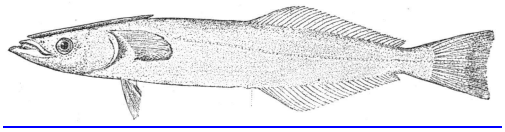


Рис. 421.—*Remora brachyptera*. (В честь Гуда.) × ½.

Несмотря на внешнее сходство с родом *Elacate*, рыбы-сосальщики определенно не имеют никакого сходства ни с этим родом, ни с другими Scombriformes, как впервые заметил Джилл. Вероятно, они произошли от Perciformes, но из какого семейства, предположить невозможно. Можно выделить три рода: *Opisthomyzon*, из верхнего эоцена Швейцарии, с очень маленьким сосательным диском и 23 или 24 позвонками; *Echeneis*, с большим диском и 30 позвонками; и *Remora*, отличающийся от второго более коротким телом, всего с 27 позвонками. Эти замечательные рыбы, которых насчитывается около 10 видов, распространены по всем тропическим и теплым морям и в исключительных случаях заносятся так далеко на север, как южное побережье Англии. Они питаются другими рыбами и прикрепляются с помощью своей головной присоски к лодкам или к акулам, черепахам, китообразным и другим крупным быстро плавающим животным. На восточном побережье Африки туземцы используют их для ловли черепах, к панцирю которых они прилипают с необычайным упорством, удерживаясь леской, прикрепленной к металлическому кольцу вокруг хвостовой ножки.[734] Самая крупная рыба-сосальщик достигает в длину трех футов.

Отдел VII.—СКЛЕРОПАРЕИ.

Вторая суборбитальная кость более или менее выдвинута вперед или соединена с praeoperculum ("суборбитальная опора").[735] Брюшные плавники грудные.

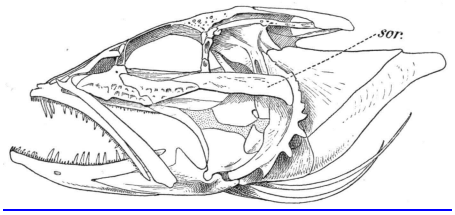


Рис. 422.—Череп *Ophiodon elongatus*. *cop*, пребывание на суборбитальной орбите.

"Щечные акантоптеригианы", "рыцарские кирасы" Кювье, после исключения колюшек, образуют совершенно естественную ассоциацию, очевидно, происходящую от Serranidae, с которыми более обобщенные формы имеют много общего. От рода окунеобразных, *Sebastes*, можно проследить непрерывную цепочку к Triglidae, особенно через такие формы, как *Apistus*, *Minous* и *Choridactylus*, у которых один или несколько нижних грудных лучей отделены от остальной части плавника. Через Comephoridae скорпениды связаны с Cottidae, в то время как последние незаметно сливаются с еще более аберрантными Cyclopteridae. Эти выводы, которые достаточно очевидны при простом сравнении внешних признаков, подкрепляются изучением скелетов. Переход между различными группами, принимаемыми здесь за семьи, настолько полон, что не может быть выдвинуто серьезных возражений против их объединения в одну большую семью с рядом мелких подразделений.

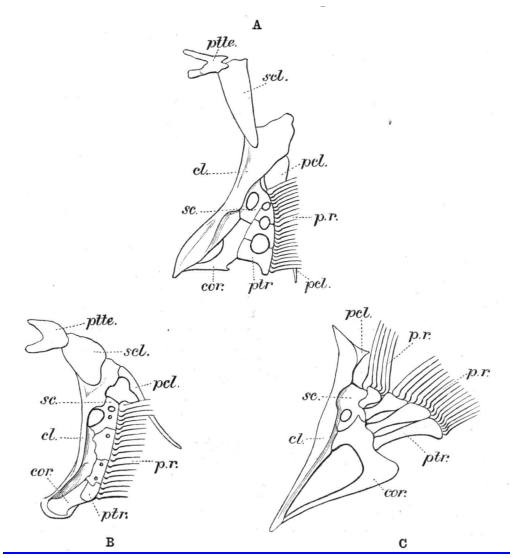


Рис. 423.—Левая грудная дуга **A**, *Sebastes percoides*; **B**, *Scorpaenichthys marmoratus*; **C**, *Dactylopterus volitans*. *cl* - ключица; *cor*- клювовидная кость; *pcl* - заднеключица; *p.r* - грудные лучи; *ptr*- крыловидные кости; *ptte* - задневисочная кость; *sc*- лопатка; *scl*- надключица.

Символ, от которого склеропареи получили свое название, подвержен множеству модификаций. Вторая суборбитальная (третья, если праорбитальную рассматривать как первую) может быть просто увеличена и протянута над щекой по направлению к предплечью (*Себастес*, *Аноплопома*), или прочно прикреплена к последнему (*Скорпена*, *Платицефалус*), или составлять часть внешнего каркаса головы (*Тригла*, *Дактилоптерус*). Строение основания грудного плавника, по-видимому, дает важные признаки для определения семейств, на что впервые указал Джилл; эти признаки, однако, еще не были

проверены на достаточном количестве очень многочисленных форм, сгруппированных в Cottidae, некоторые из которых я уже перенес в Comephoridae.

Краткий обзор семей.

I. Голова не полностью закрыта кирасой.

A. Брюшные плавники разделены не так широко; ни один из грудных крылышек не соприкасается с ключицей.

По две ноздри с каждой стороны; основание черепа двойное; жаберные перепонки свободны от перешейка ..... 1. *Scorpaenidae*.

По одной ноздре с каждой стороны; основание черепа двойное; жаберные перепонки свободны от перешейка ..... 2. *Hexagrammidae*.

Две ноздри с каждой стороны; основание черепа простое; жаберные перепонки свободные или плотно прикреплены к перешейку ..... 3. *Comephoridae*.

Две ноздри с каждой стороны; основание черепа простое; жаберное отверстие узкое, выше основания грудной клетки ..... 4. *Rhamphocottidae*.

B. Брюшные плавники, если таковые имеются, не разделены широко; один или несколько крыловидных суставов соприкасаются с ключицей.

Брюшные плавники отчетливые; жаберные щели широкие ..... 5. *Хлопковые*.

Брюшные плавники объединены в сосательный диск; жаберное отверстие узкое, выше основания грудной клетки ..... 6. *Cyclopteridae*.

C. Брюшные плавники широко разведены; ни один из крыловидных суставов не соприкасается с ключицей.

Брюшные плавники позади основания грудных мышц; переднеспинные позвонки без поперечных отростков ..... 7. *Platycephalidae*.

Брюшные плавники немного впереди основания грудных мышц; верхнечелюстные позвонки с поперечными отростками ..... 8. *Hoplichthyidae*.

II. Голова полностью закрыта кирасой.

Брюшные плавники узко разделены; грудных придатков нет; крыловидные кости короткие и широкие ..... 9. *Agonidae*.

Брюшные плавники широко разделены; 2 или 3 самых нижних луча грудного плавника отделены в виде щупалец; крыловидные кости короткие и широкие ..... 10. *Триглиды*.

Брюшные плавники узко разделены; грудной плавник разделен на две части; крыловидные кости удлиненные ..... 11. *Dactylopteridae*.

Семейство 1. Скорпениды.Голова не покрыта панцирем, обычно с шипами; основание черепа двойное; теменные кости часто сходятся по срединной линии, над надзатылочной; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны от перешейка; жабр 3½ или 4; псевдобранхии присутствуют. Позвонки от 24 до 37, передние прекаудальные с сидячими ребрами, несущими эпиплевральные отростки, задние с поперечными отростками, часто направленными вниз или образующими гемальные дуги, несущие ребро и эпиплевральный отросток. Задне-височные более или менее отчетливо раздвоены, более или менее прочно прикреплены к черепу; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, соприкасаются друг с другом или разделены хрящом; грудные лучи вставлены на лопатке и на 3 или 4 больших крыловидных отростках в форме песочных часов или наковальни, два из которых соприкасаются с клювовидной костью. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, с 1 позвоночником и 3-5 мягкими лучами. Спинной остистый крепкий, обычно длиннее мягкого, иногда простирается на голову; анальный обычно с 3 шипами. Тело покрыто чешуей или голое.

Большое семейство плотоядных морских рыб, некоторые из которых опускаются на большие глубины, распространенное почти по всему миру, представленное тремя вымершими родами (*Ampheristus*, *Histiocephalus*, *Scorpaenoides*) в эоцене и несколькими видами *Scorpaena* в более поздних формациях. Известно около 250 современных видов. Основные роды: *Sebastes*, *Setarches*, *Scorpaena*, *Pterois*, *Apistus*, *Minous*, *Pelor*, *Choridactylus*, *Centropogon*, *Gymnapistus*, *Amblyapistus*, *Pentaroge*, *Tetraroge*, *Gnathacanthus* (*Holoxenus*), *Agriopus*, *Synancia*, *Polycaulus*.

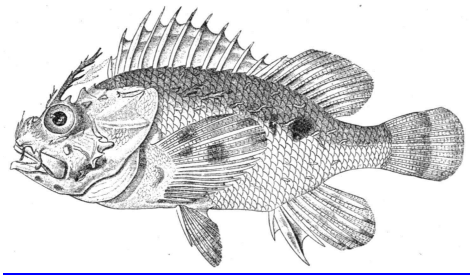


Рис. 424.—*Скорпена крупнокорневая*. (После Валансьена.) × ½.

В этом семействе встречается большое разнообразие форм, от похожих на окуней *Sebastes* до *тетрарогий* необычной формы, *Пелор* и *Синанций*. Многие из его представителей являются прекрасными примерами миметической адаптации к окружающему, напоминая скалы, среди которых они живут, и будучи покрытыми кожными отростками, имитирующими сорняки. Интересный пример комменсализма был обнаружен A. Alcock[736] в *Minous inermis* у берегов Индии, который, где бы он ни был найден, всегда более или менее покрыт гимнобластическим гидроидом *Stylactis minoi*. Многие из *себастесов* и их союзников имеют крупный размер и используются в пищу; некоторые из них живородящие, детеныши появляются в большом количестве и очень маленькие по размеру. *Скорпены*, *Птероиды*, *Пелоры* и *Синанции* опасны укусами своих спинных шипов, которые снабжены ядовитыми железами.[737]

Семейство 2. Hexagrammidae.Голова без панциря, без сильных шипов; основание черепа двойное; по одной ноздре с каждой стороны. Жаберные перепонки без перешейка; 4 жабры; псевдобранхии присутствуют. Позвонки от 42 до 57, большинство прекаудальных с поперечными отростками, несущими ребра и эпиплевральные позвонки. Задне-височная раздвоенная; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, соприкасаются друг с другом; грудные лучи расположены на лопатке и 4 крыловидных отростка в форме наковальни, 2 из которых соприкасаются с клювовидной косточкой. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, более или менее позади грудных мышц, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами. Остистая спина с обычно довольно слабыми лучами, почти такая же длинная, как мягкие; анальный удлиненный, с шипами или без них. Тело покрыто мелкой чешуей.

Плотоядные рыбы, в основном крупных размеров, обитающие на скалистых побережьях Северной части Тихого океана. Некоторые из них высоко ценятся в качестве пищи. Двенадцать видов, относящихся к 6 родам: *Hexagrammus*, *Pleurogrammus*, *Agrammus*, *Ophiodon*, *Zaniolepis*, *Oxylebius*. *Гексаграмма* и *Плеврограмма* примечательны наличием 4 или 5 боковых линий с каждой стороны.

Семейство 3. Comephoridae.Голова без панциря, без шипов; основание черепа простое; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны или плотно прикреплены к перешейку; жабр 4; псевдобранхии присутствуют или отсутствуют. Позвонки от 42 до 64, некоторые или большинство прекаудальных с поперечными отростками, несущими ребра и эпиплевральные мышцы. Задне-височная раздвоенная; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, соприкасаются друг с другом или разделены хрящом; грудные лучи расположены на лопатке и на 4 наковальневидных или пластинчатых крыловидных суставах, 2 из которых соприкасаются с клювовидной костью. Брюшные плавники, если таковые имеются, плотно прилегают друг к другу, с 1 позвоночником и 3-5 мягкими лучами. Остистая спина с довольно слабыми лучами, такая же длинная или короче мягких; анальные шипы слабые или отсутствуют. Тело покрыто мелкой чешуей или голое.

Четыре рода, каждый с одним видом: *Anoplopoma* (*Scombrocottus*) из Северной части Тихого океана от Уналашки до Калифорнии; *Triglopsis* из глубоководных озер Мичиган и Онтарио; *Cottocomephorus* из озера Байкал и *Comephorus* с самых больших глубин этого озера. Как и у многих батибиальных форм, *Comephorus* бесцветен и снабжен очень большими глазами; брюшные плавники отсутствуют, а скелет очень тонкий и похожий на бумагу. В результате этого состояния вторая подглазничная щека не образуется над щекой, что является уникальным исключением из основной характеристики этого подразделения; но не может быть никаких сомнений относительно уместности отнесения ее к окрестностям *Anoplopoma*, поскольку недавно обнаруженный *Cottocomephorus* может рассматриваться как связующее звено между двумя родами. *Comephorus* живородящий и умирает после родов.[738] Джордан рассматривает *Triglopsis* как реликт бывшей арктической морской фауны.

Семейство 4. Rhamphocottidae.Голова не полностью покрыта панцирем, с шипами; основание черепа простое; по две ноздри с каждой стороны. Жаберное отверстие узкое, над основанием грудной клетки; 3½ жабры. Позвонки 24. Задне-височные короткие и плоские, прикреплены к черепу; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, разделены хрящом; грудные лучи расположены на лопатке и на 4 пластинчатых крыловидных костях, 2 из которых соприкасаются с клювовидной костью. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, позади грудных мышц, с рудиментарной спинкой и 3 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого; анальных шипов нет. Тело густо покрыто мелкими колючими чешуйками.

Rhamphocottus richardsonii, маленькая рыбка длиной 3 дюйма с северо-западного побережья Северной Америки, является единственным представителем этого семейства.

Семейство 5. Cottidae.Голова не покрыта панцирем, обычно с шипами; основание черепа простое; теменные кости часто сходятся по срединной линии; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны или прикреплены к перешейку; жабр 3½ или 4; обычно присутствуют псевдобранхии. Позвонки от 24 до 50, передние прекаудальные с сидячими ребрами, задние с поперечными отростками, часто направленными вниз, или образующими гемальные дуги, несущие ребра и эпиплевральные позвонки. Задне-височная более или менее отчетливо раздвоена; лопатка и клювовидная кость отделены друг от друга вмешательством пластинчатых крыловидных костей, из которых одна, две или три

соприкасаются с ключицей; клювовидная кость более или менее редуцирована. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, с 1 позвоночником и 2-5 мягкими лучами (отсутствуют у *эреуний*). Остистая спина обычно короче мягкой, иногда довольно расплывчатой; анальный без шипов. Тело голое, частично чешуйчатое или с колючками или костными пластинками.

В основном мелкие плотоядные рыбы, самые крупные (*Scorpaenichthys*) вырастают примерно до 3 футов. Некоторые виды обитают в пресных водах, но большинство из них морские, некоторые опускаются на большие глубины. Почти все они родом из северных регионов, но родственный *Cottus* (*Sclerocottus*) родом из Южной Джорджии, в Антарктическом регионе. Ископаемые Cottidae известны из верхнего эоцена и миоцена (*Eocottus*, *Lepidocottus*) и отличаются от современных форм меньшим количеством позвонков (24 или 26 вместо 30-50). Известно по меньшей мере 220 видов. Основные роды: *Jordania*, *Scorpaenichthys*, *Icelus*, *Triglops*, *Cottus*, *Cottunculus*, *Blepsias*, *Pseudoblennius*, *Hemitripterus*, *Synchirus*, *Ascelichthys*, *Psychrolutes*, *Ereunias*. Маленький пресноводный "Палец мельника" (*Cottus gobio*) и более крупные морские "Бычьи головы" (*C. bubalis* и *C. scorpius*) являются наиболее известными британскими представителями этого семейства. Яйца откладываются на камнях, сорняках или других подводных предметах или в своего рода гнезде и охраняются самцом, который у большинства видов отличается большим половым сосочком; у некоторых форм он действует как внутренний орган.

Семейство 6. Cyclopteridae.—Очень тесно связаны с предыдущими, с которыми они связаны через *Психролюты*, и даже сомнительно, заслуживают ли они отделения от них. Единственные важные отличительные признаки заключаются в строении брюшных органов, которые, если они присутствуют (отсутствуют у *паралипариса*, близкого союзника *липариса*), объединены в сосательный диск и небольшого размера жаберную щель. Тело короткое, бугристое, похожее на головастика, голое или бугорчатое; остистая спина, если она присутствует, короткая. Позвонков от 28 до 60, скелет слабо окостенел.[739]

Вялые рыбы, питающиеся мелкими животными и растениями из Северной части Атлантического и Тихого океанов, а также Северного Ледовитого и Антарктического морей, многие опускаются на большие глубины (1800 морских саженей). Различают около пятидесяти видов. Основные роды: *Cyclopterus*, *Cyclopterichthys*, *Liparops*, *Liparis*, *Careproctus*, *Paraliparis*.

Обыкновенный кускосос наших побережий (*Cyclopterus lumpus*) - самый крупный представитель группы, достигающий в длину 2 футов и более. Самец выкапывает в песке между камнями ямки, в которые самка откладывает яйца; он присматривает за яйцами, а также за детенышами, которые присасываются к его телу своими присосками. "Морские улитки" (*Liparis*) на британских побережьях представлены двумя видами.

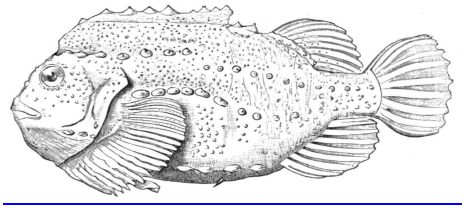


Рис. 425.—*Cyclopterus lumpus*. × ⅓.

Семейство 7. Platycephalidae.Голова без панциря, сильно вдавленная, с шипами; основание черепа простое; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны; 4 жабры; псевдобранхии присутствуют. Позвонков 27; все ребра сидячие, несущие эпиплевральные кости. Задневисочная раздвоенная; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, соприкасаются друг с другом; грудные лучи расположены на лопатке и на 4 коротких и широких крыловидных суставах, 2 из которых соприкасаются с клювовидной косточкой. Брюшные плавники широко расставлены, позади грудных мышц, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого; анальный без шипов. Тело покрыто мелкой чешуей.

Единственный род *Platycephalus*, насчитывающий около 40 видов, обитает на побережьях Индийского океана и Западной части Тихого.

Семейство 8. Hoplichthyidae.Голова не полностью покрыта панцирем, сильно вдавлена, с шипами; основание черепа простое; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки прикреплены к перешейку; жабр 4; псевдобранхии присутствуют. Позвонков около 30, прекаудальные с поперечными отростками. Задне-височный сросся с черепом; лопатка и клювовидная кость соприкасаются друг с другом; грудные лучи расположены на лопатке и на 3 пластинчатых крыловидных суставах. Брюшные плавники широко расставлены, немного впереди грудных мышц, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого; анальный без шипов. Спина и бока с костистыми, колючими пластинками.

Hoplichthys - единственный вид с берегов Японии и Китая. *Бембрас*, с двумя видами с берегов Японии, по-видимому, родственен ему, но скелет до сих пор неизвестен; он отличается тем, что тело покрыто мелкой чешуей, а жаберные перепонки свободны.

Семейство 9. Agonidae.Голова полностью покрыта панцирем, обычно с шипами; основание черепа простое; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны или прикреплены к перешейку; жабр 3½; псевдобранхии присутствуют. Позвонков 35-50; ребра сидячие. Задневисочная часть срослась с черепом; лопатка и клювовидная кость соприкасаются друг с другом или разделены хрящевым пространством; грудные лучи вставлены на лопатку и 3 или 4 пластинчатых крыловидных отростка. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, с 1 позвоночником и 2 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого или отсутствует; анальный без шипов. Тело покрыто костными пластинками.

Мелкие рыбы, в основном с побережий Северной Атлантики и Тихого океана, простирающихся до Северного Ледовитого океана; один вид с побережья Чили. *Батиагонус* встречается в Северной Атлантике на глубине от 350 до 477 морских саженей.

Известно около 40 видов. Основные роды: *Agonus*, *Agonopsis*, *Bathyagonus*, *Aspidophoroides*. "Погге", или вооруженный быкоголовик (*Agonus cataphractus*), является единственным британским видом этого семейства.

Семейство 10. Триглиды.Голова полностью покрыта панцирем, с шипами; основание черепа двойное; теменные кости сходятся на срединной линии; по две ноздри с каждой стороны. Жаберные перепонки свободны; жабр 4; псевдобранхии присутствуют. Позвонков от 25 до 40, передние прекаудальные с сидячими ребрами, задние с поперечными отростками. Задне-височный сросся с черепом; лопатка и клювовидная кость разделены хрящевым пространством; грудные лучи вставлены на лопатку и на 4 больших пластинчатых крыловидных отростка, из которых два соприкасаются с клювовидной косточкой; 2 или 3 нижних грудных луча отделены, образуя щупальца. Брюшные плавники широко расставлены, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого; анальный без шипов. Тело покрыто чешуей или костными пластинками.

Морские рыбы из всех теплых и умеренных регионов, некоторые обитают на большой глубине. Они примечательны похожими на пальцы придатками грудных плавников, которые используются для ощупывания почвы в поисках ракообразных и других мелких животных, которыми они питаются; а также хрюкающими звуками, которые они издают при сокращении воздушного пузыря. Известно около 50 видов, относящихся к 4 родам: *Prionotus*, *Trigla*, *Lepidotrigla*, *Peristedion*. Ископаемые останки, относящиеся к *Тригле*, были найдены в миоценовых и более поздних формациях. Британскими видами являются серый гурнард (*Trigla gurnardus*), красный гурнард (*T. cuculus*), тубусный или сапфириновый гурнард (*T. hirundo*), волынщик (*T. lyra*), длинноперый гурнард (*T. obscura*) и полосатый гурнард (*T. lineata*).

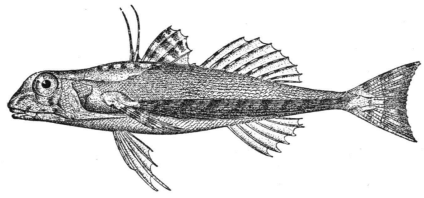


Рис. 426.—*Dactylopterus volitans*. (После Джилла.) ⅓ физ. размер.

Семейство 11. Dactylopteridae.Голова полностью покрыта панцирем; основание черепа простое; теменные кости сходятся на срединной линии; по две ноздри с каждой стороны. Жаберная щель широко разделена чешуйчатым перешейком; жабр 4; псевдобранхии присутствуют. Позвонки 20-22 (8-9 + 12-13), первый очень удлиненный и образован слиянием трех или четырех; ребра сидячие, поперечных отростков нет. Задне-височная сросшаяся с черепом; надключица отсутствует; лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, соприкасаются друг с другом; грудные лучи разделены на две части, расположены на лопатке и на 4 удлиненных крыловидных суставах, из которых 3 соприкасаются с клювовидной косточкой. Брюшные плавники плотно прилегают друг к другу, с 1

позвоночником и 4 мягкими лучами. Остистый спинной короче мягкого; анальный без шипов. Тело покрыто твердой, грубой чешуей.

"Летающие гусеницы", из которых известны четыре вида, принадлежащие к одному роду (*Dactylopterus*), являются обитателями тропических и теплых частей Атлантического и Индийского океанов и архипелага. Во взрослом состоянии они примечательны крыловидной частью грудных плавников, с помощью которой они способны перемещаться в воздухе подобно *экзокоэтам*, но на более короткие расстояния, и, в отличие от них, крылья двигаются быстро, способ полета напоминает способ полета многих форм кузнечиков;[740] молодые, однако, имеют сравнительно короткие грудные мышцы и ранее считались принадлежащими к отдельному роду (*Cephalacanthus*).

VIII ДИВИЗИОН.—ЯРЕМНЫЕ ВЕНЫ.

Костный выступ переднеспинки отсутствует. Брюшные плавники яремные или ментальные. Жаберные отверстия в передней части грудного плавника, основание которых вертикальное или субвертикальное.

В недавно опубликованной заметке[741] Я упомянул группу физоклистных рыб, для которой я предложил возродить старое название Jugulares, указав, что некоторые формы, ранее группировавшиеся как Trachinidae, сходны с Gadidae не только по яремному положению брюшных плавников, но также по состоянию лопатки и клювовидного отростка. М-р Риган[742] с тех пор смог показать, что Gadidae и Macruridae обладают определенными общими признаками, по которым их можно отделить не только от других Jugulares, но даже от Acanthopterygians, и, как упоминалось выше (стр. 646), мюллеровский подотряд Anacanthini может быть сохранен после исключения Pleuronectidae. То, что Blenniidae родственны *Lycodes* и их союзникам, было признано давно, и авторы, которые помещали их в разные подразделения своих систем, должны были признать трудность отнесения определенных родов к одному семейству, а не к другому. Тот факт, что *ликоды* и многие формы, ранее ассоциировавшиеся с Ophidiidae, сходятся с Macruridae и Gadididae в дифицеркальном строении позвоночника и отсутствии шипов на плавниках, мне кажется, является просто результатом деградации; они, вероятно, образуют конечную группу серии, в которой позвоночный столб изначально был гомоцеркальным, а плавниковые шипы присутствовали, как это имеет место у большинства Blenniidae и Trachinidae и их ближайших союзников. Можно предположить, что все эти семейства эволюционировали несколькими сериями, часто по параллельным линиям, от какой-либо группы, тесно связанной с Berycidae; и сходство, которое их конечные формы имеют с Anacanthini, как указывает Риган, вероятно, следует приписать конвергенции, а не какому-либо близкому генетическому родству, как до сих пор полагали многие авторы.

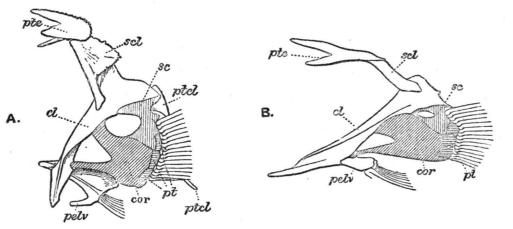


Рис. 427.—Грудная дуга и таз (левая сторона) **A**, *Trachinus draco*; **B**, *Percophis brasilianus*; *cl*, ключица; *кора*, клювовидная кость; *pelv*, таз; *pt*, крыловидные кости; *ptcl*, заднеключица; *pte*, задневисочная кость; *sc*- лопатка; *scl*- надключица.

Характер расположения лопаточного отверстия либо в лопаточной кости, либо между ней и клювовидным отростком, который встречается у многих родов этого отдела, а также у большинства Anacanthini, оказался ненадежным даже для определения семейства; однако он помогает установить связь некоторых неясных, деградировавших форм, которые одни авторы относят к анакантинам, другие - к бленниидам.

Краткий обзор семей.

I. Грудные лучи, прикрепленные к лопатке и ряду крыловидных костей, из которых только одна или две соприкасаются с лопаткой (см. рис. 427); брюшные плавники яремные, с 1 позвоночником и 4 или 5 мягкими лучами; передние спинные лучи обычно остистые или не сочлененные, часто образуют отдельный плавник.

Присутствуют эпиплевральные отростки.

1. Вторая суборбитальная впадина направлена внутрь для поддержки глазного яблока.

Брюшные кости плотно прилегают друг к другу; чешуя очень мелкая, циклоидальная, образует косые полосы ..... 1. *Trachinidae*.

Брюшные органы широко расставлены ..... 2. *Percophiidae*.

2. Нет подокулярной полочки.

Брюшные полости широко расставлены; по две ноздри с каждой стороны ..... 3. *Leptoscopidae*.

Брюшные органы широко расставлены; по одной ноздре с каждой стороны ..... 4. *Nototheniidae*.

Брюшные кости плотно прилегают друг к другу; чешуя очень мелкая, образует косые полосы; голова частично покрыта костными пластинками ..... 5. *Uranoscopidae*.

B. Эпиплевральных сосудов нет.

Задне-височный разветвленный, сочлененный с черепом; мягкая спинная и анальная части сильно удлинены ..... 6. *Trichodontidae*.

Заднеспинка плотно прилегает к черепу; мягкая спинная и анальная части короткие (всего с 7-10 лучами)) ..... 7.*Callionymidae*.

Задне-височный простой, сочлененный с черепом; мягкий, спинной и анальный короткие; вентральная присоска ..... 8. *Gobiesocidae*.

II. Все грудные лучи прикреплены к крыловидным, из которых два или три соприкасаются с лопаткой; брюшные плавники, если таковые имеются, яремные или ментальные, состоят из 1-4 лучей.

A. Брюшная яремная вена яремная вена или отсутствует.

Заднебоковые позвонки отчетливо раздвоены; прекаудальные позвонки с поперечными отростками; некоторые или все спинные лучи остистые или не сочленены; хвостовой плавник обычно отчетливый. ..... 9. *Blenniidae*.

Заднебоковая часть небольшая и прикреплена к черепу; верхнебоковые позвонки без хорошо развитых поперечных отростков; очень короткая остистая спина; хвостовой плавник отчетливо выражен ..... 10. *Batrachidae*.

Задне-височные позвонки отчетливо раздвоены; верхнечелюстные позвонки с нижними дугами; спинные лучи все остистые; хвостовой плавник отчетливый ..... 11. *Pholididae*.

Задне-височные позвонки отчетливо раздвоены; верхнешейные позвонки с поперечными отростками; спинные лучи все сочлененные или несколько задних остистых; отчетливого хвостового плавника нет ..... 12. *Зоарциды*.

Заглавно-височный разветвленный, прикрепленный к черепу; верхнечелюстные позвонки с поперечными отростками; шипов нет; отчетливый хвостовой плавник отсутствует ..... 13. *Congrogadidae*

B. Вентральные ментальные (сразу за подбородком); шипов нет ..... 14. *Ophidiidae*.

III. Грудные лучи прикреплены к неразделенной хрящевой пластинке, представляющей крыловидные кости; брюшные плавники яремные, редуцированные до нити, образованной двумя сросшимися лучами; плавники без шипов ..... 15. *Подателидные*.

Семейство 1. Trachinidae.—Вторая суборбитальная часть с внутренней пластинкой, поддерживающая глазное яблоко; рот большой, вытянутый. Ребра и эпиплевральные позвонки почти одинаково развиты, сидячие; задние преэкаудальные позвонки с короткими парапофизами. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 6 жаберных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии хорошо развиты. Лопатка и клювовидная кость хорошо развиты, отверстие между ними; грудные лучи прикреплены к лопатке и трем коротким и широким крыловидным костям, два из которых соприкасаются с клювовидной косточкой. Брюшные плавники яремные, плотно прилегающие друг к другу, с 1 позвоночником и 5 мягкими лучами. Тело удлиненное, покрыто мелкой циклоидной чешуей, образующей косые полосы. Короткий остистый спинной и длинный мягкий спинной и анальный. Позвонки 35-43 (10-11 + 25-32). Воздушного пузыря нет.

Это семейство включает всего один род (*Trachinus*), долгоносики, с 4 видами, встречающимися на побережьях Европы, Средиземноморья и Западной Африки к северу от Экватора. Ископаемый вид был описан из верхнего миоцена Хорватии. Два британских вида, *T. draco* и *T. vipera*, хорошо известны своими болезненными ранами, которые они способны наносить своими острыми, рифлеными спинными и крышечными шипами, которые выделяют очень активную ядовитую жидкость, выделяемую маленькими железками у их основания. Поскольку эти рыбы любят частично зарываться в песок на мелководье, люди, купающиеся в воде, иногда наступают на них, что, как правило, причиняет, по меньшей мере, сильную боль.[743] Мясо неплохое в употреблении, и на парижский рынок привозят большое количество более крупных видов (*T. draco*).

Семейство 2. Percophiidae.—*Percophis*, единственный вид с побережья Бразилии, отличается от Trachinidae тем, что лопаточные отверстия расположены полностью в лопатке, брюшные плавники довольно широко разделены у основания, а чешуя расположена квинкунциально. Позвонков, 57 (22 + 35). *Bleekeria* и *Embolichthys*, обитающие в Индийском и Японском морях, с зачаточными или отсутствующими брюшными плавниками, которые были отнесены к Ammodytidae, по-видимому, связаны с *Percophis*.

Семейство 3. Leptoscopidae.—Отличаются от предыдущих отсутствием подокулярной полочки. Лопаточные отверстия либо в лопатке, либо между лопаткой и клювовидным отростком. В основном морские рыбы, различной формы, от тропиков до Северного полярного круга, некоторые обитают на больших глубинах. Около 25 видов, относящихся к 7 родам: *Leptoscopus*, *Parapercis*, *Neopercis*, *Pteropsaron*, *Bembrops*, *Pleuragramma*, *Chimarrichthys*. Последний, родом из Новой Зеландии, является единственной пресноводной

формой семейства и замечательно приспособлен к жизни в альпийских потоках. *Pleuragramma antarcticum*, привезенная домой экспедицией Южного Креста, происходит с 78 ° 35 южной широты, самой дальней точки, в которой рыбы до сих пор добывались в антарктическом регионе. *Macrius amissus*, обитающий в Тихом океане на глубине 1000 морских саженей, который, судя по очень несовершенному описанию, вероятно, принадлежит к этому семейству, имеет размеры 5 футов и является крупнейшим известным глубоководным костистым.

Семейство. 4. Nototheniidae.—Также тесно связаны с Trachinidae. Подокулярной полочки нет; по одной ноздре с каждой стороны; брюшные отделы широко разделены; грудная дуга обычно такая, как у трахинид, но иногда в лопатке есть лопаточное отверстие (*трематода*). Форма тела сильно различается в зависимости от родов, иногда напоминает форму Cottidae; чешуя обычно гребневидная, иногда отсутствует; передняя (остистая) часть спины иногда отсутствует; боковая линия часто двойная или даже тройная. В основном из Южных морей и за Полярным кругом. Около 40 видов, относящихся к 19 родам, из которых основными являются следующие:—*Notothenia*, *Trematomus*, *Chaenichthys*, *Champsocephalus*, *Cryodraco*, *Acanthaphrito*, *Eleginops*, *Bovichthys*, *Gymnodraco*, *Gerlachia*, *Bathydraco*, *Racovitzaia*, *Гарпагифер*, *Драконетта*.

Семейство 5. Uranoscopidae.—Сходен с Trachinidae по общему строению и по близко подобранным брюшкам. Чешуя очень мелкая, в виде косых полос или отсутствует. Крыловидные кости сильно редуцированы, срослись с лопаткой и клювовидным отростком; лопаточное отверстие в лопатке. Парапофизы сильно развиты на прекаудальных позвонках, а ребра прикреплены к их верхней поверхности. Голова очень большая, широкая, частично покрыта костными пластинками; ротовая щель вертикальная; глаза расположены на верхней поверхности головы. Позвонков от 25 до 30 (12-14 + 13-16). Четыре рода: *Uranoscopus*, *Anema*, *Cathetostoma*, *Ariscopus*, с 15 видами, от тропических морей, на север до Средиземного моря и Японии, на юг до Южной Австралии и Новой Зеландии.

Семейство 6. Trichonotidae.— Маленькие удлиненные рыбки, очень близкие родственники Callionymidae, с которыми они сходятся в расположении костей у основания грудных плавников и отсутствии эпиплевральных мышц; но заднебоковая часть более отчетливо раздвоена и отделена от черепа, суборбитальная дуга окостенела (без подглазничной полочки), жаберные отверстия широкие, единственный длинный спинной плавник, длинный анальный плавник и тело, покрытое чешуей. Позвонки 48-53. Пять морских видов, относящихся к 3 родам: *Trichonotus* и *Taeniolabrus* из Индийского океана и *Hemerocoetes* из Новой Зеландии.

Семейство 7. Callionymidae.—Суборбитальная дуга связочная; энтоптеригоид отсутствует; основание черепа простое; рот довольно маленький, вытянутый. Позвонков мало (7 + 14), последние два сильно увеличены; большинство позвонков с раздвоенными нервными отростками, имитирующими "расщелину позвоночника"; первый позвонок без ребер,[744]со второго по четвертый с сидячими ребрами и без поперечных отростков, с пятого по седьмой с ребрами, вставленными на коротких поперечных отростках; без эпиплевральных отростков. Задневисочный раздвоенный, но полностью сросшийся с черепом; лопатка отделена от клювовидной кости отверстием; грудные лучи прикреплены к лопатке и трем широким крыловидным мышцам, все три соприкасаются с клювовидной костью. Брюшные плавники яремные, широко отстоящие друг от друга, с 5 мягкими лучами в дополнение к

короткому позвоночнику. Жаберные отверстия очень узкие, обычно сводящиеся к отверстию на верхней стороне крышечки; 6 жаберно-ножных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии хорошо развиты. Тело голое. Два спинных плавника, первый состоит из нескольких гибких шипов; второй спинной и анальный довольно короткие (7-10 лучей).

Мелкие морские рыбы, относящиеся к 2 родам; *Callionymus*, насчитывающий около 45 видов, почти космополитичный, и *Vulsus*, по одному виду из Амбойны и Целебеса. У обычного британского вида драконет (*Callionymus lyra*) самец приобретает очень выраженные второстепенные признаки, морда становится более удлиненной, второй спинной плавник сильно выступает, а тело украшено желтыми и синими полосами. Ухаживание и спаривание были описаны Э. В. Л. Холтом,[745] который отмечает, что эта любопытная рыба представляет собой единственный пример определенного полового акта среди костистых, размножающихся пелагическими яйцеклетками. У индийского *C. carebares* более ярко окрашена самка.

Семейство 8. Gobiesocidae.—Суборбитальная дуга отсутствует; энтоптеригоид отсутствует; основание черепа простое; рот умеренный, вытянутый. Позвонков множество, 27-31 (14-16 + 11-21), первый, если он присутствует, рудиментарный,[746] третий и следующий за ним прекаудалы с длинными парапофизами[747], несущими ребра на своих концах; эпиплевральных позвонков нет. Задне-височный простой, сочлененный с черепом; лопатка с отверстием, клювовидная кость сильно уменьшена; грудные лучи вставлены на лопатке и на четырех больших крыловидных суставах, два из которых соприкасаются с лопаткой; адгезивный вентральный диск, простой или двойной, поддерживаемый спереди ключицами, в середине и по бокам увеличенными тазовыми костями и плавниками, а сзади увеличенными пластинчатыми заднеключицами, которые сформированы из двух частей. Брюшные плавники яремные, широко отстоящие друг от друга, образованы 1 коротким хребтом и 4 или 5 мягкими лучами. Жаберные отверстия узкие; 5 или 6 жаберно-головных лучей; 3 или 3½ жабры; псевдобранхии хорошо развиты. Тело голое. Спинной и анальный плавники короткие, полностью состоят из мягких разветвленных лучей.

Впервые помещенный с Acanthopterygians Й. Мюллером, несмотря на отсутствие остистых лучей в вертикальных плавниках, и исключенный из соседства с Cyclopteridae Гюнтером, возведенный Джиллом в ранг подотряда (Xenopteri) рядом с Anacanthini, точное систематическое положение этого любопытного вида рыб долгое время было предметом неопределенности. Положение брюшных плавников предполагает, на первый взгляд, родство с Callionymidae, и сравнение скелетов этих двух типов убедило меня, что они действительно родственны друг другу, хотя оба сильно модифицированы в разных направлениях.

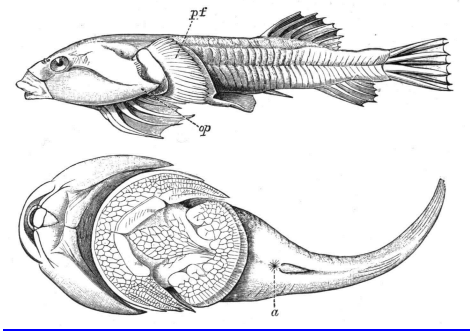


Рис. 428.—*Sicyases sanguineus*, натуральный размер. *a*, задний проход; *op*, крышечка; *pf*, грудной плавник.

Рыбы-прилипалы - любопытные маленькие плотоядные морские рыбки, обычно встречающиеся между отметками прилива среди рыхлых камней и раковин, к которым они прочно прилипают с помощью клейкого брюшного диска. Они могут долгое время жить без воды. Известно около 50 видов из разных частей света, распространяющихся на север до Шотландии и острова Ванкувер, и на юг до Новой Зеландии. Известно, что три или четыре вида, относящиеся к роду *Lepadogaster*, встречаются на британских побережьях. Основными родами являются *Gobiesox*, *Chorisochismus*, *Sicyases*, *Cotylis*, *Lepadogaster*, *Trachelochismus*, *Diplocrepis*, *Crepidogaster* и *Leptopterygius*.[748]

Семейство 9. Blenniidae.—Подглазничные впадины, часто образующие более или менее отчетливую подглазничную полочку; рот средний или большой, более или менее вытянутый, часто в значительной степени ограничен верхнечелюстными челюстями. Большинство преэкаудальных позвонков с сильными поперечными отростками, поддерживающими ребра, на которых могут быть эпиплевральные позвонки. Жаберные перепонки, обычно прикрепленные к перешейку; 6 или 7 жаберно-головных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; обычно присутствуют псевдобранхии. Задневисочная раздвоенная; лопатка и клювовидная кость более или менее развиты, иногда сильно редуцированы, первая пронизана отверстием; грудные лучи прикреплены к 4 или 5 крыловидным костям в форме песочных часов, один или два из которых соприкасаются с клювовидной корой. Брюшные плавники яремные, с не более чем 4 лучами или отсутствуют. Тело более или менее удлиненное, иногда в форме угря, голое или с мелкой чешуей. Спинной и анальный плавники удлиненные, первый полностью состоит из шипов, или спереди из шипов или несоставных лучей, а сзади из мягких лучей. Хвостовой плавник обычно отчетливый, с расширенной передней частью.

Большое семейство, состоящее в основном из мелких морских рыб, размещение которых по-прежнему сопряжено с большими трудностями. Заслуживают ли аберрантные роды *Cerdale* и *Ptilichthys* того, чтобы их рассматривали как типы отдельных семейств, нельзя решить до тех пор, пока не будет исследован скелет. Насчитывается около 350 видов почти из всех морей, некоторые обитают в пресных водах и относятся к многочисленным родам, основными из которых являются следующие:—*Гадопсис*, *Эннеанектес*, *гетеростихус*, *Акантоклинус*, *Клинус*, *Эммнион*, *Бленниус*, *Chasmodes*, *Petroscirtes*, *Ксифазия*, *Anarrhichas*, *Pataecus*, *Salarias*, *Ophioblennius*, *Anoplarchus*, *Xiphistes*, *Opisthocentrus*, *Chaenopsis*, *Pholedichthys*, *Lumpenus*. Останки *Clinus* и *Blennius* были описаны в миоцене, а вымерший род *Pterygocephalus* из верхнего эоцена считается родственным *Clinus*.

Blenniidae в основном плотоядны, но некоторые из них травоядны; некоторые живородящие (*Clinus*), другие яйцекладущие. Виды *бленниусов* в изобилии встречаются на наших побережьях и являются одними из наиболее распространенных обитателей небольших скальных бассейнов. Их повадки были превосходно описаны Гительелем.[749] Самец строит что-то вроде гнезда и защищает выводок. Многочисленные виды рода *Salarias* встречаются в тропиках; эти маленькие рыбки, как следует из их названия, примечательны длинными прыжками, которые они способны совершать. Самыми крупными из бленниид являются "Рыбы-волки", часто называемые "Рыбами-кошками" (*Anarrhichas*), один из видов которых (*A. lupus*) распространен на британских побережьях, достигая в длину 5-6 футов. "Невозможно, - говорит Браун Гуд, - представить себе более прожорливое на вид животное, чем морская рыба-сом, с массивной головой и длинным извилистым мускулистым телом, с сильно изогнутыми плавниками, похожими на тиски челюстями, вооруженными огромными рядами зубов, причем передние длинные, сильные, заостренные, как у тигра. Известно, что он яростно нападает на людей, переходящих вброд во время отлива скалистые заводи". Его мясо прекрасно употребляется в пищу, но в этой стране его обычно презирают из-за невзрачного внешнего вида животного.

Семейство 10. Batrachidae.—Суборбитальная дуга отсутствует; основание черепа простое; рот очень большой, слегка вытянутый, в значительной степени ограничен верхними челюстями. Позвонки многочисленные, 29-46 (11-12 + 17-34), без ребер, с сидячими эпиплевральными позвонками, имитирующими ребра;[750] парапофизы рудиментарные или отсутствуют. Задне-височная небольшая и прикреплена к черепу; лопатка и клювовидная кость сильно редуцированы, 4 или 5 удлиненных крыловидных отростков расширены дистально, два нижних соприкасаются с клювовидной корой. Брюшные плавники яремные, с 1 позвоночником и 2 или 3 разветвленными лучами. Жаберные отверстия узкие, жаберные перепонки широко приросли к перешейку; жабр 3; псевдобранхии отсутствуют. Голова широкая и вдавленная; тело голое или покрыто мелкой чешуей. Остистая спинная часть очень короткая, мягкая спинная часть и длинная анальная часть.

Это семейство в целом занимает промежуточное положение между Blenniidae и Pediculati. Медлительные, прожорливые, плотоядные рыбы с берегов тропических и теплых морей, некоторые из них поднимаются вверх по рекам. Насчитывается около 20 видов, относящихся к 5 родам: *Batrachus*, *Opsanus*, *Thalassophryne*, *Thalassothia* и *Porichthys*. Яйца *Batrachus tau* очень большие, диаметром в ¼ дюйма, и откладываются в небольшом убежище, предоставленном родителем; самец берет на себя заботу о выводке; детеныши прикрепляются к камням с помощью клейкого брюшного диска, который вскоре исчезает.[751]

У *талассофрины*, обитающей на побережьях Центральной Америки, жаберный отросток и два спинных отростка перфорированы и выводят яд из подкожных мешочков, расположенных у их основания.[752] У американского рода *Porichthys* голова и тело имеют ряд сильно развитых слизистых пор, некоторые из которых имитируют фотофоры *Scopelus*, но не светящиеся.[753]

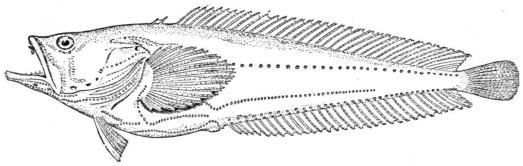


Рис. 429.—*Porichthys porosissimus*. (После гуда и фасоли.) ½ натр. размер.

Семейство 11. Pholididae.—Суборбитали, не образующие подокулярной полочки; рот едва вытянутый, с толстыми губами. Прекаудальные позвонки похожи на хвостовые, без поперечных отростков, с грудными дугами; ребра сидячие. Жаберные перепонки свободны от перешейка; 4 или 5 жаберных лучей; жабр 4, щель позади четвертого; псевдобранхии присутствуют. Лопаточная дуга, как у Blenniidae. Брюшные плавники яремные и рудиментарные или отсутствуют. Тело удлиненное, сжатое, с очень мелкой чешуей. Спинной и анальный плавники удлиненные, первый полностью состоит из нерасчлененных лучей или шипов. Хвостовой плавник отчетливый, гипуральный расширен.

Мелкие береговые рыбы Северных морей, отличающиеся от Blenniidae строением прекаудальных позвонков, несмотря на внешнее сходство двух известных родов, *Pholis* (*Centronotus*) и *Apodichthys*, с *Anoplarchus* и *Xiphistes*. Видов около 10.

Хорошо известной британской рыбой этого семейства является маленькая ракушка, или масляная рыбка (*Pholis gunnellus*), примечательная тем, как самка защищает свое потомство, обвиваясь вокруг икринок, которые она сворачивает в шарик размером с бразильский орех, в отверстиях сверлящего моллюска (*Pholas*). Самец иногда помогает самке.

Семейство 12. Zoarcidae.—Суборбитали, не образующие подокулярной полки; рот слабо вытянут. Прекаудальные позвонки с сильными поперечными отростками, несущими ребра и эпиплевральные позвонки. Жаберные перепонки обычно более или менее широко соединены с перешейком; 5-8 жаберных лучей; 4 жабры, щель позади четвертой; псевдобранхии присутствуют или отсутствуют. Лопаточная дуга, как у Blenniidae. Брюшные плавники узкие или отсутствуют; если присутствуют, с 1-4 лучами. Тело более или менее удлиненное, голое или с очень мелкой чешуей. Спинной и анальный плавники удлиненные, все лучи сочлененные, или некоторые из задних спинных ребер остистые. Обычно отчетливого хвостового плавника нет.

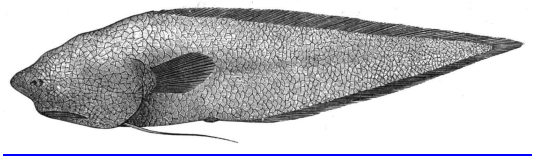


Рис. 430.—*Typhlonus nasus* × ½. (По Гютеру.)

Эти рыбы обычно помещались, по крайней мере частично, рядом с гадидами, но у них больше общего с бленниидами, на что указывают Джордан и Эверманн, и их можно рассматривать как деградировавшие формы, произошедшие от последних.[754] Семейство широко распространено во всех морях, многие из форм специально приспособлены к жизни на больших глубинах. Известно около 130 видов. Основные роды: *Scytalina*, *Zoarces*, *Lycodes*, *Gymnelis*, *Lycocara*, *Melanostigma*, *Derepodichthys*, *Bathyonus*, *Porogadus*, *Bythitis*, *Neobythitis*, *Cataetyx*, *Selachophidium*, *Acanthonus*, *Typhlonus*, *Aphyonus*, *Tauredophidium*, *Rhodichthys* , *Brosmophycis*, *Brotula*, *Lucifuga*, *Lamprogrammus*, *Diplacanthopoma*, *Hephthocara*.

Некоторые из них яйцекладущие, другие (*Zoarces*, *Diplacanthopoma*, *Hephthocara*, *Lucifuga*) живородящие. Глаза отсутствуют или, по крайней мере, не видны снаружи у некоторых батибиальных форм (*Typhlonus*, *Aphyonus*, *Tauredophidium*), а также у единственных известных пресноводных форм - кубинских пещерных рыб *Stygicola* и *Lucifuga*, которые, очевидно, родственны морским *Brotula*, в то время как слепые пещерные рыбы Северной Америки (см. стр. 618) произошли от пресноводных видов. Считается, что слепые рыбы водятся также в пещерах острова Ямайка, но натуралисты не видели ни одного экземпляра. Самая крупная кубинская пещерная рыба достигает 5 дюймов в длину.[755]

Семейство 13. Congrogadidae.—Угревидные рыбы без брюшных мышц, родственные Blenniidae, но со всеми лучами мягкими и сочлененными, заднебоковыми маленькими и

прикрепленными к черепу, а суборбитали превращаются в пластинки, поддерживающие глазное яблоко. Губы сильно развиты; жаберные перепонки свободны от перешейка; чешуя очень мелкая.

Единый род, *Congrogadus*, включающий три вида с побережья Австралии и Восточной Индии. Недавно описанный японский род *Hierichthys* был отнесен к этому семейству.

Семейство 14. Ophidiidae.Деградировавшие бленнииды, близкородственные зоарцидам, с псевдобранхиями, с сужающимся хвостом без отчетливо выраженного хвостового плавника и с брюшными плавниками, каждый из которых редуцирован до пары нитей или раздвоенного луча, вставленного сразу за подбородком на конце ключицы, который выдается вперед в виде тонкого стержня.

Мелкие морские плотоядные рыбы с атлантического и Южного тихоокеанских побережий, а также с больших глубин Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Известно около 25 видов. Роды: *Ophidium*, *Lepophidium*, *Genypterus*.

Семейство 15. Podatelidae.—Рот нижний, вытянутый, беззубый или с мелкими зубами. Прекаудальные позвонки с поперечными отростками, к которым крепятся ребра. Жаберные перепонки узко прикреплены к перешейку; 8 или 9 жаберно-головных лучей; 4 жабры; псевдобранхий нет. Надвисочная кость свободно прикреплена связкой к черепу; лопатка хрящевая, перфорированная, несущая основание грудного плавника, представляющего собой неразделенную хрящевую пластинку; клювовидная кость маленькая, окостеневшая. Брюшные плавники яремные, каждый сведен к одной прочной нити, состоящей из двух тесно связанных лучей. Тело короткое, хвост удлиненный и сужающийся, сжатый; чешуи нет. Короткий спинной плавник без шипов, расположен над грудными мышцами; длинный анальный плавник, переходящий в хвостовой.

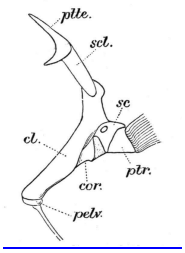


Рис. 431.—Грудная дуга *Подателя указательного пальца*. *cl*, ключица; *кора*, клювовидная кость; *тазовая кость*, таз; *ptr*, крыловидная кость; *верхняя часть*, задняя височная кость; *sc*, лопатка; *scl*, надключица.

Род *Подателей* (*Ateleopus*) включает только два вида из морских глубин, по одному из Японии и по одному из Индии.

Дивизион IX.—ТАЭНИОСОМИ.

Чрезвычайно сжатые, более или менее удлиненные, часто лентовидные рыбы сомнительного сходства, вероятно, относящиеся к более ранним акантоптеригианам,

брюшные плавники, когда они хорошо развиты, включают в себя от 7 до 9 лучей. Спинной плавник простирается от головы до конца хвоста, его лучи простые (разделяются на боковые половины), передний часто удлиненный; анальный плавник очень короткий или отсутствует. Грудной плавник с горизонтальным или почти горизонтальным основанием, лучи поддерживаются лопаткой и тремя короткими крыловидными отростками, все три или, по крайней мере, два из которых относятся к клювовидным. Ребра маленькие и тонкие или отсутствуют. Заднеспинка простая и прочно прикреплена к черепу. Чешуя мелкая или отсутствует.

Глубоководные или пелагические рыбы из Атлантики, Средиземноморья и Тихого океана; история их жизни все еще очень плохо известна, и по мере роста происходят значительные изменения формы. Всего две семьи.[756]

Семейство 1. Trachypteridae.—Рот очень вытянутый; брюшные плавники более или менее развиты, с 6-9 лучами или сведены к одному длинному лучу; анальный плавник отсутствует; отверстие примерно в середине тела; хвостовые лучи, если они присутствуют, разделены на два пучка, верхний иногда сильно удлинен и направлен вверх.

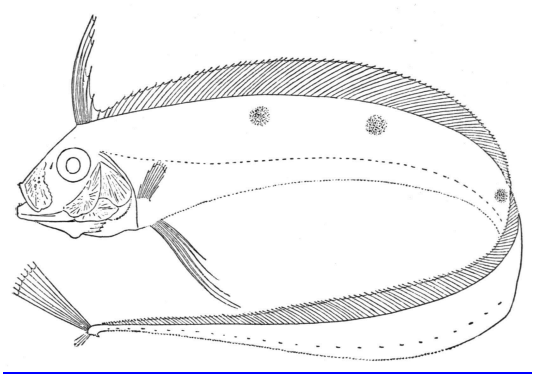


Рис. 432.—*Радужная оболочка трахиптеруса*. × 1. (В честь Кювье и Валансьена.)

Два рода. Наиболее обобщенным является *Trachypterus*, из которых, вероятно, только 10 форм имеют право на конкретное различие. Наиболее известным видом является *T. arcticus*, рыба-деляга или Северная ленточная рыба, которая достигает длины 8 футов и более, и несколько экземпляров которой были выброшены на берег у берегов Шотландии. Нильссон, который наблюдал этих рыб вживую на скандинавском побережье, говорит, что они приближаются к берегу во время прилива по песчаному дну, и их часто оставляют отступающие волны; что они двигаются, повернувшись одним боком наклонно вверх, и что они лежат на боку, как плоские рыбы на дне, на глубине 2-3 морских саженей. *Регалекус* отличается наличием единственного луча на брюшной стороне и отсутствием хвостового плавника. Можно выделить около 5 или 6 видов. *R. glesne*, рыба-весло, или "Король сельди", является наиболее известным и самым крупным видом, достигающим длины более 20 футов. Известно, что на британских побережьях было обнаружено около 25 экземпляров. Некоторые описания "Морских змей", вероятно, основаны на этой рыбе, которая, как было

замечено, плавает волнообразно, выставив над водой небольшую часть головы, а также похожую на гребень переднюю часть спинного плавника.

Рыба под названием *Stylophorus chordatus*, которая была отнесена к этому семейству, известна по единственному экземпляру, слишком плохо сохранившемуся, чтобы дать четкое представление о ее родстве.

Семейство 2. Lophotidae.—Рот умеренно вытянутый; брюшные полости очень маленькие, если не отчетливые, с 4 или 5 лучами; брюшная полость простирается почти по всей длине сильно удлиненного тела, жерло очень далеко назад, за ним короткий анальный плавник; хвостовой плавник маленький, не разделенный.

Единственный род, *Lophotes*, включающий 3 или 4 вида, из Средиземноморья, тропической Атлантики, мыса Доброй Надежды, Японии и Новой Зеландии, достигающий в длину 6 футов и более. Спинной плавник начинается с чрезвычайно длинного и сильного выступа на голове, который сильно приподнят и усечен спереди.

Подотряд 11. Опистонии

Воздушный пузырь без открытого протока. Верхнечелюстная кость хорошо развита, скрыта под кожей; надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, разделяя теменные кости. Грудная дуга свисает с позвоночного столба, далеко позади черепа; мезокоракоид отсутствует. Вертикальные плавники с шипами. Брюшные плавники отсутствуют.

Это подразделение находится в таком же отношении к Acanthopterygii, как аподы к Malacopterygii. Единственное семейство, возможно, происходит от Blenniidae.

Семейство 1. Mastacembelidae.Тело более или менее напоминает форму угря; ряд коротких шипов отделяется от очень удлиненного спинного плавника, который более или менее сливается с таким же очень удлиненным анальным плавником. По одной ноздре с каждой стороны. Рот не вытянутый, ограничен предчелюстными, к верхней границе которых прикреплены верхнечелюстные кости. Нижняя жаберная щель; жабр 4; жаброногих лучей 6; псевдобранхий нет. Позвонков множество (72-95), передние позвонки с поперечными отростками, несущими ребра. Чешуя очень мелкая.

Плотоядные рыбы, обитающие в пресных и солоноватых водах Южной Азии и тропической Африки. Известно 33 вида, которые можно отнести к двум родам: *Mastacembelus* и *Rhynchobdella*. Самые крупные виды достигают в длину трех футов. Мало что известно об их повадках. Об индийской *Rhynchobdella aculeata*Дэй говорит, что она прячется в грязи и тонет в воде, если не может выбраться на поверхность, поскольку, по-видимому, ей требуется вдыхать воздух напрямую.

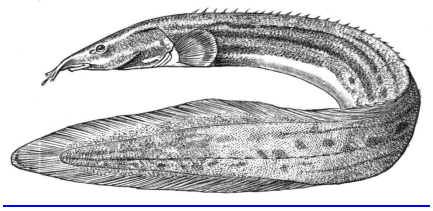


Рис. 433.—*Mastacembelus maculatus*. × ½.

Подотряд 12. Педикулятивные.

Воздушный пузырь без открытого протока. Верхнечелюстная кость большая, скрыта под кожей; надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, разделяя теменные кости. Грудная дуга подвешена к черепу; мезокоракоидного отростка нет. Ни ребер, ни эпиплевральных мышц. Брюшные плавники расположены яремно. Жаберное отверстие сведено к отверстию, расположенному в подмышечной впадине или около нее, более или менее кзади от основания грудной клетки. Тело голое или покрыто шипами или костными бугорками.

Небольшая естественная группа, связанная с Acanthopterygii Jugulares через Batrachidae, у которых удлиненные крыловидные кости грудного плавника предвещают вид руки ("псевдобрахий"), который более или менее характерен для этих сильно отклоняющихся от нормы рыб. Как и у Batrachidae, задняя височная часть плоская и прикреплена к черепу, а надлопаточная кость сильно удлинена. Крыловидные кости, числом две или три, отделены от малой лопатки и клювовидной кости широкой связкой, а похожие на руки грудные мышцы более или менее отчетливо изогнуты и расположены далеко позади черепа. Голова крупная, основание черепа простое. Жабры уменьшены до 2, 2½ или 3. Остистая спинка, если она присутствует, состоит из нескольких лучей, которые могут быть изменены в щупальца, прикрепленные к голове. Позвонки с 17 по 31.

Пять семей:—

I. Жабры - открываются в нижней пазухе грудной клетки или позади нее; рот большой, конечный или направлен вверх.

Плечевой плавник слабо выражен; брюшные плавники присутствуют ..... 1. *Lophiidae*.

Плечевой плавник едва выражен; брюшные плавники отсутствуют ..... 2. *Ceratiidae*.

Грудной плавник сильно коленчатый; брюшные плавники присутствуют ..... 3. *Antennariidae*.

II. Жаберное отверстие за нижней пазухой грудины; рот большой, нижний; брюшные стенки отсутствуют ..... 4. *Gigantactinidae*.

III. Жаберное отверстие над пазухой грудины; рот довольно маленький, субтерминальный или нижний; грудной плавник сильно коленчатый; брюшные отделы присутствуют; остистый спинной отдел отсутствует или сведен к маленькому щупальцу, расположенному во впадине под мордой ..... 5. *Мальтиды*.

Семейство 1. Lophiidae.—Рот чрезвычайно большой, конечный, с очень крепкими кардиовидными зубами. Жаберное отверстие в нижней пазухе грудины; присутствуют псевдобранхии. Грудной плавник едва коленчатый, с двумя крыловидными отростками. Брюшной плавник с 1 позвоночником и 5 разветвленными лучами. Остистая спинка присутствует. Кожа голая.

Двенадцать видов, относящихся к трем родам (*Lophius*, *Chirolophius* и *Lophiomus*), обитающих на дне Атлантического, Индийского и Тихого океанов, на умеренных или больших глубинах. *Lophius* был представлен в верхнем эоцене Монте-Болька.

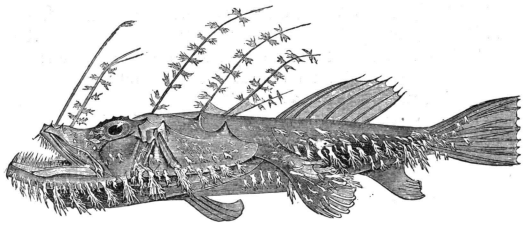


Рис. 434.—*Хиролофий наресий*. (After Günther.) × ⅓.

Лягушка-рыболов или удильщик (*Lophius piscatorius*) имеет широкое распространение, встречаясь на побережьях Европы и Северной Америки. Первый спинной луч, расположенный на морде, очень длинный, подвижный во всех направлениях и заканчивается кожным лоскутом, который, как предполагается, используется "Рыболовом" в качестве приманки, привлекающей других рыб, которые вскоре проглатываются в огромной пасти. Вырастает в длину более 5 футов. У молодых брюшные лучи очень удлиненные.

Семейство 2. Ceratiidae.—Рот чрезвычайно большой, конечный, с крепкими кардиовидными зубами. Жаберное отверстие в нижней пазухе грудной клетки; псевдобранхии отсутствуют. Грудной плавник едва коленчатый, с тремя крыловидными. Брюшные плавники отсутствуют. Спинной плавник обычно остистый, иногда редуцированный до единственного щупальца на морде. Кожа голая.

Все представители этого семейства, числом около 25, обитают на больших глубинах (300-2600 морских саженей). Цвет тела обычно темно-черный, а первый спинной отросток на голове может заканчиваться светящейся лампочкой с нитями или без них. "Батибиальные морские дьяволы, - пишет Гюнтер, - являются деградировавшими формами *Lophius*; они опускаются до величайших глубин океана. Их кости имеют чрезвычайно легкую и тонкую структуру, и часто другие части их организма, кожные покровы, мышцы и кишечник имеют такую же рыхлую структуру, когда образцы извлекаются на поверхность. По своим привычкам они, вероятно, ни в какой степени не отличаются от своего поверхностного представителя, *Лохиуса*.

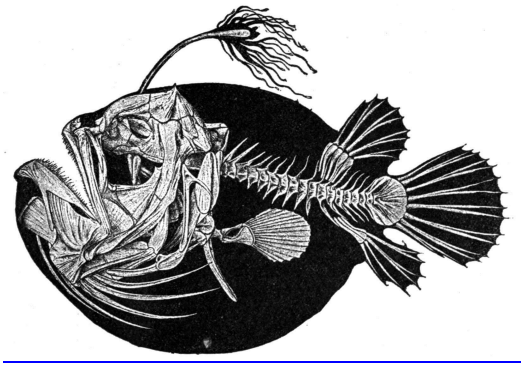


Рис. 435.—*Гимантолофус рейнхардти*, очертания и скелет. (After Lütken.) × 1.

Основные роды: *Ceratias*, *Aceratias*, *Oneirodes*, *Himantolophus*, *Aegaeonichthys*, *Melanocetus*, *Liocetus*, *Linophryne*, *Caulophryne*, *Dolopichthys*.

Семейство 3. Antennariidae.—Рот большой, вертикальный или очень косой, обращенный вверх, с кардиовидными зубами. Жаберное отверстие в нижней пазухе грудной клетки или позади нее; псевдобранхии отсутствуют. Грудной плавник, образующий локтевидный угол, с тремя крыловидными отростками. Брюшная часть с 4 или 5 лучами. Спинная часть остистая. Кожа голая или шиповатая.

Около 40 видов, относящихся к 5 родам: *Pterophryne*, *Antennarius*, *Brachionichthys*, *Saccarius* и *Chaunax*.

Виды *Antennarius* обитают в основном в коралловых рощах, где они подстерегают добычу, хорошо маскируясь своей защитной окраской и гармонизирующим видом своего кожного покрова и придатков. К этому роду также принадлежит "Мраморный рыболов" (*A. marmoratus*), обитающий посреди океана среди водорослей *саргасса*, для отдыха на котором он специально приспособлен благодаря своим своеобразным, похожим на руки грудным плавникам; там он устраивает свое замечательное гнездо из шелковистых волокон, вероятно, выделяемых самкой, как у колюшки, с большими связками яиц, свисающих, как виноградные гроздья.[757] Глубоководный *чаунакс* раздувает брюшко, как *тетродон*.

Семейство 4. Gigantactinidae.—Рот нижний, рыло переходит в длинное щупальце, направленное вперед и несущее светящийся орган. Тело покрыто небольшими шипами. В остальном как у Ceratiidae. *Gigantactis vanhoeffeni*, Брауэра, из Индийского океана, на глубине около 1000 морских саженей.

Семейство 5. Malthidae.—Рот довольно маленький, субтерминальный или нижний, с ворсинообразными или кардиовидными зубами. Жаберное отверстие над грудной клеткой; псевдобранхии отсутствуют. Грудной плавник, образующий локтеобразный угол, с тремя крыловидными. Брюшной с 5 лучами. Остистая часть спины отсутствует или редуцирована до более или менее развитого щупальца, расположенного во впадине под мордой. Голова и тело с костными бугорками или шипами.

Известно около 30 видов, в основном обитающих на морских глубинах в тропиках (глубина до 1270 морских саженей). Основные роды: *Coelophrys*, *Malthe*, *Malthopsis*, *Halieutaea*, *Halicmethes*, *Dibranchus*.

"Рыба-летучая мышь" (*Malthe vespertilio*), распространенная на мелководье около Вест-Индии, как говорят, принимает почти жабоподобную позу на земле, голова направлена немного вверх, в то время как грудные мышцы выполняют функцию задних ног, а брюшные - передних.

Подотряд 13. Плектогнатии.

Воздушный баллон без открытого воздуховода. Верхнечелюстные кости более или менее редуцированы; надзатылочная кость соприкасается с лобными костями, разделяя теменные кости; верхнечелюстные и предчелюстные кости часто прочно соединены. Грудная дуга подвешена к черепу. Ребер нет. Брюшные плавники грудные и сильно редуцированы, если есть; кости таза, если есть, более или менее полностью окостенели. Жаберное отверстие сильно редуцировано. Тело покрыто более или менее костной чешуей, костными щитками или шипами или голое.

Группа с высокой аберрантностью, тесно связанная с Acanthopterygii через Acanthuridae, на что давным-давно указал Даресте.[758] Скелет часто слабо окостенел, а количество позвонков значительно уменьшено, но челюсти, хотя и короткие, очень сильные, обычно с крупными секториальными зубами, которые могут переходить в клюв; заднебоковая короткая и простая, соединена швом с чешуйчатой. Этих рыб обычно подразделяют на три отряда: *Sclerodermi*, *остракодермы* и *гимнодонты*, но Риган,[759], классификации которого здесь следуют, показал, что к последним относится тип (*Triodon*), который, несмотря на клювообразные зубы, более близок к Sclerodermi, в то время как остракодермы имеют гораздо больше общего с последними, чем с гимнодонтами. Поэтому представляется наилучшим допустить только два подразделения, первое с 4, второе с 3 семействами:—

I. Склеродермия.— Вертикальная надключица; грудная дуга члениковидного типа; все позвонки с одним нервным отростком.

A. Тело покрыто твердой или остистой чешуей; эпиплевральные мышцы присутствуют; таз присутствует.

Зубы раздельные; остистая спинная часть присутствует; брюшные кости парные; таз неподвижный ..... 1. *Triacanthidae*.
Клюв; остистые спинной и брюшной отделы отсутствуют; таз подвижный ..... 2. *Triodontidae*.

Зубы раздельные; остистая дорсальная часть присутствует; брюшные кости отсутствуют или представлены одним коротким острием; таз подвижный ..... 3. *Балистидные*.

B. Тело, заключенное в панцирь; эпиплевральных мышц нет; остистая спина, таз и брюшные мышцы отсутствуют ..... 4. *Остракионтиды*.

II. Гимнодонты.Надключица наклонная или почти горизонтальная; три нижних крыловидных отростка увеличены и неподвижно соединены с корако-лопаточным хрящом; передние позвонки с раздвоенными расходящимися нервными отростками; таз отсутствует.

Клюв со срединным швом; межлопаточная кость не соединена с подопечной; хвостовой плавник присутствует; тело надувное. ..... 1.*Tetrodontidae*.

Клюв без срединного шва; межлопаточная кость прикреплена кзади к подоперцовой кость; хвостовой плавник присутствует; тело надувное. ..... 2.*Diodontidae*.

Клюв без срединного шва; межлопаточная кость прикреплена кзади к подперчаточной кость; хвостовой плавник отсутствует, тело не надувное, усечено кзади, спинной и анальный плавники сливаются. ..... 3. *Молиды*.

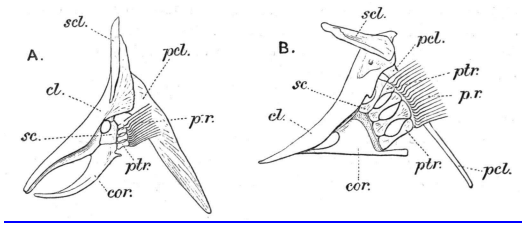


Рис. 436.—Левая сторона грудной дуги у **A**, *Triacanthus brevirostris*, и **B**, *Tetrodon mbu*. *cl*, ключица; *кора*, клювовидная кость; *pcl*, заднеключица; *p.r*, грудные лучи; *ptr*, крыловидные кости; *sc*, лопатка; *scl*, надключица.

Отдел I.—СКЛЕРОДЕРМИЯ.

Надключица вертикальная; грудные крыловидные кости не увеличены, подвижно прикреплены связками к лопатке и клювовидной кости, три к первой и одна ко второй. Все позвонки с нервными дугами образуют единый позвоночник. Основание черепа более или менее отчетливо двойное; зубная кость и суставная часть полностью кооссифицированы.

Семейство 1. Triacanthidae.Верхнечелюстные кости вытянуты, свободны от верхнечелюстных костей; зубы в челюстях раздельные, конические или резцеобразные; небная дуга прочно соединена с черепом. Жабры 4. Преэкаудальные позвонки с парапофизами; присутствуют эпиплевральные. Остистый спинной плавник с 2-6 шипами. Каждый брюшной плавник представлен крепким хребтом с внутренним базальным бугорком, который фиксирует его при выворачивании, редко с добавлением 1 или 2 рудиментарных мягких лучей; таз присутствует, прочно соединен с грудной дугой. Чешуя мелкая, иногда остистая или костистая. Позвонков 20.

Морские рыбы из Индийского и Западной части Тихого океанов. Десять видов, относящихся к трем родам: *Triacanthus*, *Triacanthodes*, *Halimochirurgus*. Последний, примечательный своим длинным трубкообразным рылом, является единственной глубоководной формой этого подотряда; недавно он был обнаружен в заливе Манаар на глубине 143 морских саженей. Ископаемые роды: *Acanthopleurus*, олигоцен, и *Spinacanthus*, эоцен.

Семейство 2. Triodontidae.Предчелюстные кости не вытянуты, прочно соединены с верхнечелюстными; зубы сливаются в клюв, верхняя челюсть разделена срединным швом, нижняя простая. Преэкаудальные позвонки с парапофизами или без них; присутствуют эпиплевральные позвонки. Остистый спинной плавник отсутствует. Брюшные плавники

отсутствуют. Брюшко с расширяемым мешком, поддерживается расширенным благодаря очень длинному подвижному тазу. Тело покрыто маленькими, колючими, субимбритными костными пластинками. Позвонки 20.

Единственный вид, любопытный *Triodon bursarius* из Индийского океана и архипелага.

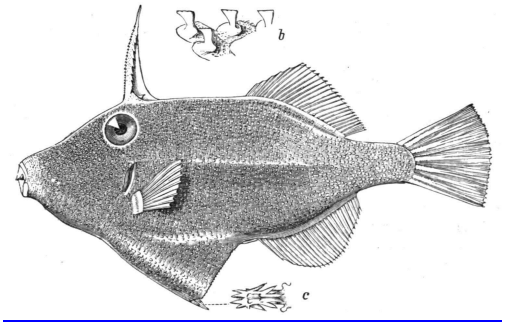


Рис. 437.—*Monacanthus*, sp., увеличенный вид спинной чешуи (*b*) и брюшного отростка (*c*).

Семейство 3. Balistidae.Верхнечелюстные кости не вытянуты, прочно соединены с верхнечелюстными; зубы резцеобразные; небная кость подвижно сочленена с эктоптеригоидной костью или полностью свободна от нее. Жабры 4. Прекаудальные позвонки с хорошо развитыми парапофизами, к которым прикреплены эпиплевральные. Остистый спинной плавник с 1-3 шипами. Брюшные плавники, если таковые имеются, представлены единственным коротким шероховатым хребтом на конце длинного подвижного таза. Тело покрыто прилегающими подвижными щитками или мелкими шероховатыми чешуйками.

Известно около 100 видов из тропических и теплых морей, один вид (*Balistes capriscus*) иногда забредает так далеко на север, что достигает южного побережья Англии. Роды: *Balistes*, *Monacanthus*, *Paraluteres*, *Pseudaluteres*, *Pseudomonacanthus*, *Aluteres*, *Psilocephalus*. Олигоценовый род *Acanthoderma* тесно связан с *Balistes*.

"Рыбы-напильники" или "рыбы-триггеры" (*Balistes*), самые крупные виды, из которых вырастают почти до 3 футов, обладают мощными зубными рядами, которые позволяют им отламывать кусочки кораллов, которыми они питаются, и проделывать отверстия в твердых раковинах моллюсков, чтобы извлекать мягкие части; сами они хорошо защищены кольчугой из твердых ромбовидных чешуек. Растительноядный *монакантус* менее предпочтителен в этом отношении, поскольку грубые чешуйки настолько малы, что придают коже бархатистый вид.

Psilocephalus отличается от *Monacanthus* очень удлиненной головой и телом, очень слабым спинным хребтом, наличием ментального усика и более многочисленными позвонками (29 или 30 вместо 18-21). Мясо многих из этих рыб ядовито.[760] Звуки барабанной дроби, издаваемые *Балистами*, были описаны Мебиусом.[761]

Семейство 4. Остракионтиды.Верхнечелюстные кости не вытянуты, прочно соединены с верхнечелюстными; зубы резцеобразные; небная кость неподвижна. Жабры 4.

Преэкаудальные позвонки с очень слабыми парапофизами и без эпиплевральных. Остистый спинной плавник отсутствует. Ключицы, клювовидные и постключичные кости сильно увеличены. Брюшных плавников нет. Тело заключено в панцирь, состоящий из крупных, расположенных рядом, в основном шестиугольных костных пластин. Позвонков 14-16.

Видов "Рыб-хоботов" насчитывается около 20, и их относят к 3 родам: *Aracana*, *Ostracion*, *Lactophrys*; все они принадлежат тропическим морям, обитают у дна на мелководье. Род *Ostracion* представлен одним видом из верхнего эоцена.

Жесткий ящик, в который заключены эти рыбы, предполагает большее использование спинного и анального плавников для развития, чем это принято среди рыб. Согласно Брауну Гуду, "движущая сила создается спинным и анальным плавниками, которые совершают полувращательные гребные движения, напоминающие гребной винт; хвостовой плавник действует как руль, за исключением случаев, когда он необходим для необычно быстрого плавания, когда он используется, как у других рыб; основная функция широких грудных мышц, по-видимому, заключается в создании потока воды через жабры, способствуя таким образом дыханию, которое в противном случае было бы затруднено из-за узости и негибкости жаберных отверстий. Извлеченная из воды, одна из этих рыб проживет два или три часа, все время торжественно раздувая свои жабры, и, возвращенная в родную стихию, кажется, ничуть не пострадавшей от пережитого, за исключением того, что из-за поглощаемого воздуха она не может сразу опуститься на дно ". "Ни одна группа тропических рыб, - говорит тот же автор, - не описана так тщательно в трудах отцов естественной истории, как эта. Более 200 лет назад натуралистам были известны и описаны все виды рыб-хоботов, которые сейчас добываются в Атлантике, и это заслуженная дань их проницательности как зоологов, если сказать, что ни одна из многочисленных попыток, которые с тех пор были предприняты для разделения их видов, не увенчалась успехом ".

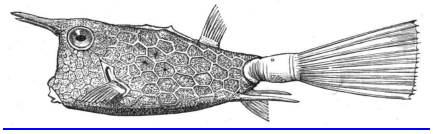


Рис. 438.—*Остракион четырехрогий.* × ½.

Отдел II.—ГИМНОДОНТЫ.

Надключица наклонная, иногда почти горизонтальная; нижние три грудные крыловидные кости увеличены и неподвижно соединены с клювовидно-лопаточным хрящом; верхняя крыловидная кость маленькая, соединена швом с лопаткой. Передние позвонки с раздвоенными расходящимися нервными отростками. Основание черепа простое; заметен шов между зубной и суставной костями. Таз отсутствует.

Остистый спинной и брюшной плавники постоянно отсутствуют, верхнечелюстные соединены с верхнечелюстными, а зубы сросшиеся, образующие клюв; парапофизы не развиты, а эпиплевральные отсутствуют.

Семья. 1. Tetrodontidae.—Клюв со срединным швом. Интероперкулюм - длинный стержень, прикрепленный к внутренней поверхности предоперкулюма, иногда соединенный с крышечкой, но никогда с подперкулюмом. Жабры 3. Первые 4 или 5 преэкаудальных позвонков с раздвоенным нервным отростком и закрытой нервной дугой. Кожа голая или с подвижными шипиками, редко с костными пластинками; брюхо надувное. Позвонки с 17 по 29.

"Иглобрюхие", или "Рыбы-глобусы", насчитывают около 60 видов, относящихся к 5 родам: *Tetrodon*, *Ephippion*, *Tropidichthys*, *Xenopterus*, *Chonerhinus*. Они обитают во всех тропических и теплых морях, несколько видов обитают в пресной воде. Останки *тетродона* были найдены в верхнеэоценовых и более поздних формациях. Они примечательны тем, как они надуваются воздухом.[762] Мякоть большинства видов ядовита.

Семья. 2. Diodontidae.—Клюв без срединного шва. Межлопаточная палочковидная, прикрепляется кзади к стержнеобразной передней конечности подперчатой. Жабры 3. Все прекаудальные позвонки с раздвоенными нервными отростками. Кожа с подвижными отростками; живот надувной. Позвонки 21 или 22.

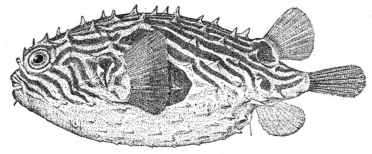


Рис. 439.—*Диодон геометрический*. (В честь Гуда.)

Только два рода, по-видимому, поддаются четкому определению: *Diodon* и *Lyosphaera*; видов около 15. Многочисленные виды были описаны из верхнего эоцена и более поздних формаций.

"Рыбы-дикобразы" обитают только в тропических морях и привлекали внимание с самых ранних времен, их часто сохраняли как "диковинки". Их плоть считается ядовитой.

Семейство 3. Molidae.—Клюв без срединного шва. Межлопаточная палочковидная, прикрепляется кзади к стержнеобразной передней конечности подперчатой. Жабры 4. Передние преэкаудальные позвонки с расходящимися раздвоенными нервными отростками и незакрытым нервным каналом. Тело не надувное, усеченное кзади, без хвостового стебля; хвостовой плавник отсутствует, спинной и анальный плавники сливаются. Кожа грубая или мозаичная. Позвонки 17 в *ортогориске*.

Самые молодые вооружены шипами.

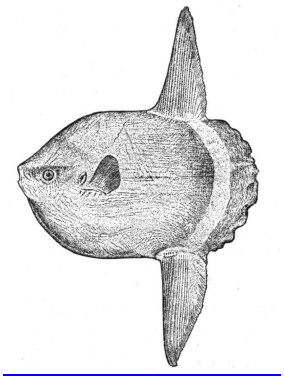


Рис. 440.—*Моля ортогориска*. (В честь Гуда.) × 1/20.

"Солнечные рыбы" - это необычные существа, обитающие в открытом море или опускающиеся на большие глубины и широко распространенные. Количество видов все еще очень неопределенно, но две родовые формы, *Orthagoriscus* или *Mola* и *Ranzania*, легко различимы. Примеры того и другого время от времени встречаются на наших побережьях. *Ортагорискус мола* вырастает до 8 футов и достигает веса 1800 фунтов. Было замечено, что он медленно плавает около поверхности, высоко подняв спину над водой. Говорят, что его пища состоит в основном из медуз и личинок рыб; способ его размножения и места размножения до сих пор неизвестны.

КОНЕЦ ТОМА VII

Напечатано R. & R. CLARK, LIMITED, *Эдинбург*.

КЕМБРИДЖСКАЯ ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ

Под редакцией С. Ф. ХАРМЕРА, доктора философии, Ф.Р.С., члена Королевского колледжа в Кембридже, суперинтенданта Зоологического музея университета; и А. Э. ШИПЛИ, магистра, Ф.Р.С., члена Колледжа Христа в Кембридже, университетского преподавателя морфологии беспозвоночных.

Будет завершено в десяти томах. по 8в. 17с. нетто в каждом.

Задуман как стандартный учебник естественной истории, достаточно точный, чтобы быть полезным изучающему, и в то же время достаточно популярный для широкого круга читателей, которые желают получить достоверную информацию о строении и привычках всех представителей Животного царства, от простейших до млекопитающих. Тома полностью иллюстрированы оригинальными рисунками, сделанными, по возможности, с натуры. После завершения серии она станет незаменимой во всех библиотеках, как государственных, так и частных.

ЧЕРВИ, ПИЯВКИ И т.д.

ТОМ II.

Плоские черви. Ф. В. ГЭМБЛ, M.Sc. Победитель, колледж Оуэнса.—**Немертины.** Автор: мисс Л. ШЕЛДОН, Ньюнхэм-колледж, Кембридж.—**Нитевидные черви и т.д.** Автор: А. Э. ШИПЛИ, магистр, член Королевской академии, член Колледжа Христа в Кембридже.—**Коловратки.** МАРКУС ХАРТОГ, магистр медицины, Тринити-колледж, Кембридж, D.Sc . Лонд., профессор естественной истории в Королевском колледже, Корк.—**Полихетирует червей.** У. БЛЭКСЛЕНД БЕНХЭМ, D.Sc ., достопочтенный M.A. Оксон., профессор биологии в Университете Отаго.—**Дождевые черви и пиявки.** Ф. Э. БЕДДАРД, M.A. Oxon., F.R.S., прозектор Зоологического общества, Лондон.—**Гефирея и др.** Автор: А. Э. ШИПЛИ, магистр, член Королевской академии, член Колледжа Христа в Кембридже.—**Полизои.** С. Ф. ХАРМЕР, доктор медицинских наук, член Королевского колледжа Кембриджа.

КЕМБРИДЖСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ. — "Некоторые из групп, рассматриваемых в этом томе, неизвестны даже в лицо обычному читателю и вообще не имеют популярного названия; и поскольку известно лишь несколько незначительных деталей о повадках животных, составляющих их, их трактовка в рассматриваемом нами томе неизбежно была в значительной степени анатомической. Это обстоятельство придает книге особую ценность для студентов, особенно потому, что в некоторых случаях статьи о рассматриваемых группах являются первыми всеобъемлющими, посвященными их соответствующим предметам.... Большинство статей имеют очень высокие оценки — в целом можно сказать, что они на сегодняшний день являются лучшими из тех, что были опубликованы.... Мы можем с уверенностью сказать, что такого же объема информации в тех же рамках нельзя получить ни в одной другой зоологической работе ".

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ.—"Этот второй том Кембриджской естественной истории, несомненно, станет самым желанным дополнением к английской зоологической литературе. В ней рассказывается о ряде групп животных, все из которых глубоко интересны специалисту по морфологии; некоторые важны своими экономическими отношениями к другим живым существам, другие по своей истории жизни соперничают с чудесами из сказок. И стиль, в котором они здесь трактуются, также интересен; история и ранние наблюдения старых авторов придают им очарование; описания привычек и образа жизни, одним словом, от колыбели до могилы, даются достаточно подробно, сопровождаясь полными ссылками на современную литературу. Все это превосходно проиллюстрировано".

РАКУШКИ

ТОМ III.

Моллюски и плеченогие моллюски. Преподобными А. Х. Куком, магистром медицины, А. Э. Шипли, магистром медицины, Ф.Р.С. и Ф. Р. К. Ридом, магистром медицины

TIMES.— "Очень многие, не только среди образованных людей, проявляющих интерес к науке, но даже среди специалистов, будут приветствовать работу разумного содержания и удобной формы, содержащую заслуживающее доверия изложение различных разделов естественной истории людьми, знакомыми с последними результатами научных исследований и компетентными в этом отношении. В целом, если судить по этому первому тому, "Кембриджская естественная история" обещает оправдать все ожидания, которые возлагаются на ее проспект".

ФИЛД. — "Мы не знаем ни одной книги, доступной широкому читателю, которая предоставляла бы такой обширный фонд информации о строении и повадках моллюсков".

ЗНАНИЕ.— "Если последующие тома будут такими же, как этот, "кембриджская естественная история" войдет в число лучших работ по естественной истории, когда-либо опубликованных".

ATHENÆUM.— "Распространение серии, безусловно, не должно ограничиваться только преподавателями и студентами; и, если предстоящие тома достигнут уровня того, о котором идет речь здесь, успех предприятия должен быть обеспечен".

НАСЕКОМЫЕ И МНОГОНОЖКИ

ТОМ V.

Перипатус. Адам Седжвик, М.А., F.R.S.—**Мириаподы.** Ф. Г. Синклер, магистр медицины—**Насекомые.** Часть I. Дэвид Шарп, М.А. Cantab., M.B. Edin., F.R.S.

FIELD.—"Хотя книга написана для студентов и специалистов, она в не меньшей степени предназначена для всех интеллигентных читателей, желающих досконально ознакомиться с повадками, строением и современной классификацией животных, о которых в ней говорится. Таким людям это нельзя рекомендовать слишком настоятельно".

НАУЧНЫЕ СПЛЕТНИ. — "Каждая библиотека, школа и колледж в стране должны обладать этим произведением, имеющим наивысшую образовательную ценность".

Проф. РАФАЭЛЬ МЕЛДОЛА, F.R.S., F.C.S., в своем Президентском обращении к Лондонскому энтомологическому обществу сказал: "Авторов этого тома, безусловно, следует поздравить с тем, что они внесли такой ценный вклад в нашу литературу. Когда появится его преемник, а я осмелюсь выразить надежду, что это произойдет в недалеком будущем, мы будем обладать трактатом по естественной истории насекомых, который, с точки зрения широкого читателя, будет наиболее выгодно отличаться от любой подобной работы, опубликованной на английском языке ".

ЕЖЕМЕСЯЧНЫЙ ЖУРНАЛ ЭНТОМОЛОГА. — "Мы осмеливаемся думать, что эта работа будет признана незаменимой для всех, кто стремится расширить свои общие знания за пределы ограничивающего влияния исключительного внимания к определенным отрядам или группам, и что она займет высокое место в серии "Кембриджская естественная история"".

НАСЕКОМЫЕ—Часть II.

ТОМ VI.

Hymenoptera *Перепончатокрылых* (**Tubulifera и Aculeata**), **Жесткокрылых**, **Strepsiptera**, **Чешуекрылых**, **Двукрылых**, **Aphaniptera**, **Thysanoptera**, **Hemiptera**, **Anoplura**. Дэвид Шарп, М.А., F.R.S.

СУББОТНЕЕ ОБОЗРЕНИЕ. — "Лечение доктора Шарпа в целом достойно сериала и его собственной высокой научной репутации. Но в произведении такого рода необходимо не только, чтобы информация была точной, но и чтобы она была представлена на всеобщее обозрение, в том что касается иллюстраций и типографского оформления, таким образом, чтобы

сделать ее содержание как можно более понятным и легко используемым для справочных целей. Под обоими этими заголовками у нас нет ничего, кроме похвалы трактату мистера Шарпа. Иллюстрации действительно прекрасны, а использование жирного шрифта для заголовков различных разделов и первых абзацев существенно помогает читателю в продвижении его изучения. Безусловно, эта книга должна быть в библиотеке каждого энтомолога".

DAILY NEWS.— "Было бы трудно сказать слишком много в похвалу этому самому замечательному изданию. Слишком часто научные книги написаны в скучном и неинтересном стиле. Читатель не найдет здесь ничего такого, на что можно было бы пожаловаться. Описания ясны, иллюстрации превосходны; при этом, как и в предыдущих томах серии, печать и бумага - это все, что можно пожелать".

РЫБЫ

ТОМ VII.

Полухордовые. Автор: С. Ф. Хармер, доктор медицинских наук, F.R.S. **Асцидии и амфиоксы.** В. А. Хердман, D.Sc ., F.R.S. **Рыбы.** Автор: Т. У. Бридж, доктор медицинских наук, ФБР, и Г. А. Буленджер, ФБР

АМФИБИИ И РЕПТИЛИИ

ТОМ VIII.

Автор Ханс Гадов, магистр, Ф.Р.С.

ФИЛД.— "Работа достойна серии, в которой она появляется, и мы не можем дать ей более высокой оценки".

НАУЧНЫЕ СПЛЕТНИ.—"Более чем поддерживает высокую научную репутацию этого сериала. Герпетологи, изучающие земноводных и рептилий, теперь имеют стандартную работу высочайшего класса ".

"ЛАНЦЕТ".—"Рассказ как об амфибиях, так и о рептилиях, который должен удовлетворить эксперта и в то же время развлечь читателя, интересующегося лишь мелочами естественной истории.... Книга, полная точной информации и приятного чтения".

"МОРНИНГ ПОСТ". — "Восхитительная и полезная книга.... В этом, возможно, и заключается огромное очарование и достоинство книги доктора Гадоу, что, удовлетворяя все запросы студента, она также в значительной степени написана для обычного интеллекта, и обычный натуралист в толпе может, по необходимости скользя взглядом по удручающим техническим деталям, найти на ее страницах много часов полезного и занимательного изучения привычек рассматриваемых классов ".

ПРИРОДА. —"В заключение обзора мы хотели бы выразить мнение, что этот красивый том внес очень важное дополнение в науку; что прекрасные иллюстрации вместе с ясными и очаровательными описаниями жизнеописаний, которые в нем содержатся, во многом помогут популяризации изучения довольно забытого раздела зоологии; и что любители рептилий, которых здесь больше, чем принято думать, почувствуют, что новые знания, переданные им, исходят от того, кто полностью разделяет их энтузиазм ".

ПТИЦЫ

ТОМ IX.

Автор А. Х. Эванс, магистр искусств, колледж Клэр, Кембридж. С многочисленными иллюстрациями Г. Э. Лоджа.

IBIS. — "Мистер Эванс выпустил книгу, полную концентрированной информации о птицах, особенно в том, что касается их внешнего строения и привычек, и мы можем сердечно рекомендовать ее в качестве справочного пособия всем изучающим орнитологию".

ЗАМЕТКИ О ПРИРОДЕ. — "Мы осмеливаемся предсказать, что из десяти томов, в которые планируется включить эту превосходную серию, ни один не обеспечит большей популярности, чем "Трактат о птицах" мистера Эванса. Как ни странно, среди множества книг о птицах, появившихся в последние годы, мы не припоминаем ни одной, посвященной той же теме.... Мы благодарны автору за кладезь ценной информации, которую он поместил между двумя своими обложками".

НАУЧНЫЕ СПЛЕТНИ.—"Обычные читатели найдут эту работу наиболее полезной для получения надлежащего представления о птицах, и им поможет наглядная схема ястреба во введении, показывающая узнаваемые названия каждой части внешнего вида. Выражения, используемые для обозначения различных частей, полностью объяснены на следующей странице. Как мы уже говорили, иллюстрации достойны восхищения. Эта книга является полезным дополнением к любой библиотеке, поскольку в ней рассказывается почти обо всех известных видах птиц по всему миру".

СУББОТНЕЕ ОБОЗРЕНИЕ.— "Точность и красота иллюстраций должны одновременно восхитить как эксперта, так и новичка.... Удивительно отмечать тот объем информации, который автору удалось собрать воедино.... Немного попрактиковавшись, любой наблюдательный человек вскоре научился бы с помощью этой книги выслеживать любую птицу почти до ее окончательного места в классификации ".

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

ТОМ X.

Млекопитающие. Фрэнк Эверс Беддард, M.A. Oxon., F.R.S., заместитель секретаря и прозектор Лондонского зоологического общества.

ПРИРОДА. — "Не может не представлять большой ценности для всех изучающих млекопитающих, особенно с точки зрения морфологии и палеонтологии".

"АТЕНЕУМ". — "Мистер Беддард выпустил книгу, равную по интересу и ценности другим изданиям кембриджской серии".

"ЗЕМЛЯ И ВОДА". — "Замечательная книга, результат длительного изучения, терпеливого труда, здравых рассуждений и тщательного отбора, за что мы в глубоком долгу перед автором".

DAILY NEWS.— "Книга, которая по интересному содержанию, стилю и методу изложения не только достойна своих предшественников, но и может рассматриваться как одна из самых успешных в блестящей серии".

ЗНАНИЕ.— "В этом томе мистер Беддард, несомненно, внес важный вклад в историю млекопитающих, его учебник является единственным, о котором можно сказать, что он соответствует современным требованиям и содержит сведения о многих важных типах - как недавних, так и ископаемых, — открытых за последние несколько лет".

ПОЛЕ.—"Его полезность для работающего студента-зоолога трудно переоценить. Это чрезвычайно хорошо проиллюстрировано".

ГОТОВЯТСЯ ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ТОМА.

ТОМ I.

Простейшие, Маркус Хартог, магистр, доктор философии, Тринити-колледж (профессор естественной истории в Королевском колледже, Корк); **Губки**, У. Дж. Соллас, доктор философии, F.R.S., Колледж Святого Иоанна (профессор геологии Оксфордского университета); **Медузы, морские анемоны и др.**, С. Дж. Хиксон, магистр, F.R.S., Даунинг-колледж (профессор зоологии Бейер в колледже Оуэнса, Манчестер); **Морские звезды, ежи и т.д.**, Э. В. Макбрайд, магистр искусств Колледжа Святого Иоанна (профессор зоологии Университета Макгилла, Монреаль).

ТОМ IV.

Пауки, клещи и т.д., К. Уорбертон, магистр, Колледж Христа (зоолог Королевского сельскохозяйственного общества); **Скорпионы, трилобиты и т.д.**, М. Лори, бакалавр, Королевский колледж, D.Sc . (Эдинб.), (профессор зоологии в колледже Святого Мунго, Глазго); **Пикногониды и др.**, Д'Арси У. Томпсон, С.В., М.А., Тринити-колледж (профессор зоологии в Университетском колледже, Данди); **Лингватулида и тихоходка**, А. Э. Шипли, М.А., F.R.S.; **Ракообразные**, В. Ф. Р. Уэлдон, М.А., F.R.S., Колледж Святого Иоанна (профессор сравнительной анатомии Linacre в Оксфордском университете).

[*В прессе*.

MACMILLAN AND CO., Ltd., ЛОНДОН.

Примечания

[1]

Бейтсон, *Куарт. Дж. Микр. Наука*. xxv. Дополнение, 1885, с. 111.

[2]

Gegenbaur, *Grundzüge vergl. Anat*. 2-е изд. 1870, с. 158.

[3]

Ланкестер, *Кварт. J. Micr*. Sci. xvii. 1877, стр. 448 (= Aspidophora, Allman, *J. Linn. Soc*. xiv. 1879, стр. 490 н., 586).

[4]

Шпенгель, *Зоол. Jahrb. Система*. xv. 1902, стр. 209.

[5]

Фауна и. Flora G.v. Neapel, 18 Monogr. 1893 (рецензия Макбрайда в *Quart. J. Micr. Sci*. xxxvi. 1894, стр. 385); *Зоол. Jahrb. Anat*. xviii. Пт. ii. 1903, стр. 271.

[6]

Quart. J. Micr. Sci. xxiv. 1884, стр. 208; xxv. *Дополнение*. 1885, стр. 81; xxvi 1886, стр. 511, 535.

[7]

Зоол. Результаты, часть III. Кембридж, 1899, стр. 223.

[8]

= 1 дюйм.

[9]

Quart. J. Micr. Sci. xxiv. 1884, стр. 209.

[10]

Кварт. Дж. Микр. Наука. xxv. *Дополнение*. 1885, стр. 91.

[11]

Pouchet, *C. R. Ac. Sci*. cii. 1886, стр. 272.

[12]

Ковалевский, *доктор медицинских наук, Санкт-Петербург*. (7) x. № 3, 1866, стр. 7.

[13]

Шпенгель, *Монография*. стр. 474.

[14]

Зоол. Разрешение. Пт. iii. 1899, стр. 256.

[15]

См. также Риттер, *Биология. Булла*. iii. 1902, стр. 255.

[16]

Зоол. Постановление. iii. 1899, стр. 273, 280.

[17]

Морган, *Дж. Морфол*. v. 1891, стр. 422; ix. 1894, стр. 44, 48, 72.

[18]

Уилли, *зоол. Разрешение*. Пт. iii. 1899, стр. 245.

[19]

Библия. Часть iii. стр. 228.

[20]

Шпенгель, *Монография*. стр. 179, 187; Уилли, *Зоол. Разрешение*. iii. стр. 236.

[21]

Уилли.

[22]

Quart. J. Micr. Sci. xl. 1898, стр. 601; xliii. 1900, с. 351.

[23]

Monogr. p. 684, Pl. xxvi. Рис. 14-18; см. также Willey, *Зоол. Res*. iii. стр. 245, и Давыдов, *Зоолог. Anz*. xxv. 1902, стр. 551.

[24]

Зоол. Jahrb. Система. xv. 1902, стр. 209. Harrimaniidae = *Balanoglossus* из монографии (1893): *Glossobalanus* = *Ptychodera*, s.str., 1893: *Balanoglossus* = *Tauroglossus*, 1893: *Ptychodera* = *Chlamydothorax*, 1893.

[25]

Паннетт ("Enteropneusta" в "*Фауне и географии" Гардинера. Мальдивский и Лаккадивский свод*. ii. Pt. ii. 1903) находит маленькие печеночные мешочки у *спенгелии* и описывает *Willeyia*, новый род Glandicipitidae.

[26]

Кроме *G. ruficollis*, Уилли.

[27]

Шпенгель, *Монография*. стр. 370 ф.

[28]

Ср. Шпенгель, *Монография*. стр. 363 и далее

[29]

Борн, *Дж. Мар. Биол. Асс*. (N.S.), i. 1889-90, стр. 63.

[30]

Это очень напоминает *T. grenacheri*, но см. Willey, *указ. соч.*. стр. 285.

[31]

Холдеман, *Университет Джона Хопкинса. Циркуляр*. vi. № 54, 1886, стр. 45.

[32]

О позвоночных см. Шипли, *Quart. J. Micr. Sci*. xxvii. 1887, стр. 340.

[33]

Самые крупные известные яйца - это яйца *Harrimania kupfferi* (1,3 мм). Яйца *Dolichoglossus kowalevskii* имеют размер 0,37 мм, в то время как самые молодые торнарии, найденные Морганом, уже прозрачные, с растянутыми водой тканями, были лишь примерно на две трети этого размера.

[34]

Quart. J. Micr. Sci. xxiv. 1884, стр. 208; xxv. Дополнение. 1885, с. 81; xxvi. 1886, с. 511, 535.

[35]

Агассис, Борн, Шпенгель, Морган (у *T. агассиции*).

[36]

Морган (у *Balanoglossus biminiensis*).

[37]

Аналогичное сокращение происходит при метаморфозе личинки (*Лептоцефала*) угря, как было показано Грасси, *Quart. J. Micr. Sci*. xxxix. 1897, стр. 374.

[38]

Schimkewitsch, *Zool. Anz*. xi. 1888, стр. 283; Морган, *Дж. Морфол*. ix. 1894, стр. 60; Паннетт (*указ. соч.*. стр. 661) считает, что они эктодермальные.

[39]

Название Оллмана (*Quart. J. Micr. Sci*. ix. 1869, стр. 57 и далее) заменяет название Sars, поскольку последнее не давало описания, по которому можно было бы распознать организм.

[40]

"Замечательные формы животной жизни", i. *Университет Христиании.-Программа на первое полугодие*, 1869; и *Quart. J. Micr. Sci*. xiv. 1874, стр. 23.

[41]

Quart. J. Micr. Sci. xxiv. 1884, стр. 622.

[42]

Процесс. Soc. lii. 1893, p. 132; *Festschr. 70 десять. Geburtstage R. Leuckarts*, 4to, Leipzig, 1892, p. 293.

[43]

Хинкс, *история. Брит. Морские полизои*, том i, 1880, стр. 581.

[44]

Научный центр принца Монако, Бриозоэйрс, 1903, стр. 23.

[45]

Отчеты челленджера, часть lxii. 1887. См. также Мастермана в *Quart. J. Micr. Sci*. xl. 1898, стр. 340; xlvi. 1903, стр. 715; *Представитель Брит. Acc*. (1898), 1899, с. 914; *Тр. R. Soc. Edinb*. xxxix. 1900, стр. 507; и примечания в *зоол. Anz*. xx. 1897, стр. 342, 443, 505; xxii. 1899, стр. 359, 361; и xxvi. 1903, стр. 368, 593.

[46]

Ср. Коул, *Дж. Линн. Соч.*. xxvii. 1899-1900, стр. 256.

[47]

Две дорсальные части этой области, которые Мастерман рассматривает как боковые хорды, на мой взгляд, представляют собой дорсальную часть глотки *птиходеры*.

[48]

Диаметр отдельной особи, извлеченной из трубки, указан Фаулером как 0,123 мм.

[49]

См., однако, Conte and Vaney, *C. R. Ac. Sci*. 135, 1902, стр. 63, 748.

[50]

Стр. 450-462.

[51]

Quart. J. Micr. Sci. xl. 1898, стр. 281; xliii. 1900, с. 375; xlv. 1902, с. 485.

[52]

Ср. стр. 19.

[53]

J. Coll. Япония, xiii. Часть iv. 1901, стр. 507.

[54]

Арх. Биолог. xviii. 1902, p. 495; *Wiss. Meeresuntersuch*. vi. Abt. Helgoland, Heft 1, 1903.

[55]

Quart. J. Micr. Sci. xlvii. Pt. i, 1903, стр. 103.

[56]

Zeitschr. висс. Зоол. lxxv. 1903, стр. 391, 473.

[57]

Том II. стр. 459.

[58]

Хаксли в 1877 году (*человек. Anat. Перевернуть. Animals*, стр. 674), предложил объединить Enteropneusta с Tunicata как Pharyngopneusta, намекая на жаберные щели, соединенные с глоткой; но впервые эта точка зрения была подробно защищена Бейтсоном.

[59]

См., например, Minot, *Amer. Nat*. xxxi. 1897, стр. 927.

[60]

См. MacBride, *Quart. J. Micr. Sci*. xl. 1898, стр. 589; xliii. 1900, с. 351.

[61]

Бери, *Кварт. Дж. Микр. Наука*. xxix. 1889, стр. 409; xxxviii. 1896, стр. 125; МакБрайд, *там же*. xxxviii. с. 395; Мастерман, *Тр. R. Soc. Edinb*. xl. Часть ii. № 19, 1902, стр. 403.

[62]

Эта точка зрения была определенно сформулирована Мечниковым в 1881 году (*Зоол. Anz*. iv. 1881, стр. 139, 153).

[63]

Ср. Морган, *Дж. Морфол*. v. 1891, стр. 445; ix. 1894, стр. 64-66.

[64]

Ср. Ланг, *Йена. Zeitschr*. xxv. 1891, p. 1.

[65]

Дж. Морфол. ix. стр. 72.

[66]

Mém. Mus. Париж, ii. 1815.

[67]

Память. s. l. Anim. s. Vert. Часть ii. Париж, 1816 год.

[68]

Данийская зоология, iv. 1806.

[69]

Hist. Nat. d. Anim. sans Vert. Париж, 1815-1822, т. iii.

[70]

Mém. Институт. Paris, xviii. 1842.

[71]

Zur vergl. Физиология. Вирбеллос. Тьер, Брансуик.

[72]

Comptes Rendus, Париж, xxii; и *Ann. Sci. Nat*. сер. 3 (Зоол.) против

[73]

Фил. Пер.. 1851; *Пер. Linn. Soc*. xxiii. 1860.

[74]

Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), x. 1866.

[75]

Mém. Институт. Paris, xviii. 1842.

[76]

Арх. микр. Anat. vi. 1872.

[77]

Mém. Soc. Физика. История. Физ. Genève, xxi. 1872.

[78]

Арх. Зоол. Опыт. i. 1872.

[79]

Synascidien der Bucht von Rovigno, Wien, 1883.

[80]

Отчеты Челленджера, Туниката, Часть i. том vi. 1882; Часть ii. том xiv. 1886; Часть iii. том xxvii. 1888.

[81]

Ann. Mag. Hat. История. (3) xi. 1863, с. 153; *Журнал. Linn. Soc*. 1868 и др.

[82]

Denkschr. Akad. Висс. Вена, 1875 и 1877.

[83]

Арх. Зоол. Опыт. iii. 1874 и vi. 1877; *Воспоминания. Институт. Париж*, xlv. 1892.

[84]

Vid. Medd. Nat. Для. Копенгаген, 1880, 1882, 1884 и т.д.

[85]

Hat. Tijdschr. Нед.-Инди, 1885, и др.

[86]

Journ. Linn. Soc. Zool. xv. xxiii. и xxiv.; *Кот Туникаты в Австралийском музее*, 1899; также *отчеты Челленджера* (см. *Примечание* 80).

[87]

Арка Биоля. ii.

[88]

"Род *Salpa*", *М. Университет Дж. Хопкинса*. 1893.

[89]

Zeits. висс. Zool. 1876, 1878; *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, 1883 и др.

[90]

Jen. Zeitschr. 1886, 1888, etc.; also Bronn's *Thier-Reich*.

[91]

Mitth. Зоол. Статистика. Неапель, 1893 и 1897; и *Цайц. висс. Зоол*. 1895 и 1896гг.

[92]

Journ. Anat. Физика. Paris, xxi. 1885.

[93]

Фауна и флора Г. В. Неапеля, Монография x. 1884.

[94]

Эти сфинктеры настолько эффективно закрывают единственные отверстия в жестком тесте, что при консервировании асцидий в спирте коллекционерам рекомендуется сделать в тесте одну или несколько щелей, чтобы позволить морской воде выходить и спирту проникать внутрь.

[95]

За исключением Cynthiidae и Botryllidae, у которых она спинная.

[96]

Ранние этапы *Ciona*, о которых Касл дал очень полный отчет (*Bull. Mus. Сост. Зоол.*. xxvii. № 7, 1896), в некоторых моментах отличаются от таковых у *асцидий,* описанных здесь.

[97]

Возможно, дивертикул может быть полностью получен из нервной трубки (см. Willey, *Quart. J. Micr. Sci*. 1893).

[98]

See Lohmann, *Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst*. xi. 1899, 347.

[99]

Arch. de Biologie, vi. 1887.

[100]

См. *Журнал. морфологии*, xii.-xiv. 1896-1898.

[101]

Бык. Муз. Сост. Зоол.. xxxv. № 4, 1899, стр. 59.

[102]

Journ. Морф. xii. 1896, стр. 149.

[103]

См. Pizon, *Ann. des Sci. Nat*. 7e сер. Зоол. xiv. 1892.

[104]

"Оозооид" и "бластозооид" не всегда использовались в одном и том же смысле. Лучше всего рассматривать как оозооид первого члена новой колонии, происходящего от эмбриона, образовавшегося в результате оплодотворения яйцеклетки, а остальных асцидиозооидов, полученных в результате геммации, называть бластозооидами.

[105]

Согласно Ковалевскому. Саленский, однако, считает, что отверстие предсердия закрывается, и что новое поверхностное углубление появляется позже.

[106]

См. Барруа, *журнал. д'Анат. и физиология*. 1885.

[107]

Mitth. Z. Stat. Neapel, x. 1891.

[108]

Наиболее полезными работами по Salpidae являются Traustedt, *Вид. Сельск. Skr*. ii. 8, 1885, Копенгаген; и "Род сальпа" Брукса, *Биолог Джона Хопкинса. Воспоминания*, ii. 1893.

[109]

Согласно Меткалфу, *цилиндрическая* сальпа имеет протандрическую форму.

[110]

Для более подробного описания этих подразделений Salpidae и других групп см. "Пересмотренную классификацию Tunicata" Хердмана, *Журнал. Linn. Soc*., Зоол., xxiii. 1891, стр. 558.

[111]

См. Хердман, *Отчет Челленджера* о Туникате, часть iii. 1888, стр. 88; и Меткалф, *Университет Джона Хопкинса. Circ*. № 106, 1893, и *Зоол. Jahrb. Абтх. Anat*. xiii. 1900, с. 572.

[112]

Хотя правильное систематическое название наиболее распространенного вида - *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas), при несистематическом использовании удобно использовать термин "Amphioxus", который обычно используется в зоологических лабораториях.

[113]

Кварту. Journ. Micr. Sci. xlv. Март 1902 г., стр. 493.

[114]

Головной глаз и пигментные пятна спинного мозга особенно заметны у океанических видов *Branchiostoma pelagicum*, Günther.

[115]

Все мезобластные сомиты на рис. 84 и 85 являются производными более крупной задней пары целомических мешочков, меньшие, более передние, не показаны. Для получения дополнительной информации о целомических мешочках см. MacBride, *Quart. Journ. Микр. науки*. xliii. стр. 351, 1900.

[116]

Я должен поблагодарить мистера Уолтера Таттерсолла, B.Sc., работающего в моей лаборатории, за подробное изложение и обсуждение различных опубликованных схем, на основе которых была составлена эта таблица. Он также заполнил для меня карту (рис. 90), показывающую географическое распространение вида. (См. также *Пер. Biol. Soc. Ливерпуль*, том. xvii. 1903, стр. 269.)

[117]

Целомия, образованная объединением одной или нескольких пар примитивно различных целомических полостей.

[118]

Ср. стр. 129.

[119]

Ср. стр. 391.

[120]

Гадов, *Классификация позвоночных*, 1898, стр. 4.

[121]

Присоскообразные модификации брюшной поверхности тела, в которых парные плавники не участвуют, присутствуют на горле у многих рыб, часто посещающих горные ручьи, например, у некоторых мелких африканских и азиатских карповых (например, *Discognathus*) и нескольких силуридовых (например, *Euglyptosternum*).

[122]

Сэвилл Кент, *Натуралист из Австралии*, Лондон, 1897, стр. 150.

[123]

Там же. стр. 167

[124]

Тамже. стр. 168.

[125]

Там же. стр. 173.

[126]

Там же. стр. 188.

[127]

Каннингем и Макманн, *Фил. Пер.*. 184, 1893, с. 765, где даны ссылки на многие другие статьи.

[128]

Ablette - французское название Мрачного.

[129]

Отдельно или в комбинации с известью (гуанинкальк) гуанин часто присутствует в тканях Рыб (воздушном пузыре, желчном пузыре, подкожной соединительной ткани, мышечно-фасциальных тканях, брюшине, эпителии сетчатки и тапетуме глаза). Ссылки см. в Каннингеме и Макманне, *указ. соч.*. стр. 781 *и далее*.

[130]

Каннингем и Макманн, *указ. соч.*. стр. 768 и 771.

[131]

А. Агассис, *Бык. Муз. Сост. Зоол.*, Camb. U.S.A., xxiii. 1892, стр. 189.

[132]

Каннингем и Макманн, *указ. соч.*. стр. 791, *и далее*.

[133]

Тамже. стр. 800.

[134]

Сэвилл Кент, *урожденный. Австрия*. стр. 163.

[135]

Поултон, *Цвета животных*, Междунар. Научная серия, Лондон, 1890, стр. 82.

[136]

Перси Сент-Джон, цитируемый Day, *Рыбы Великобритании и Ирландии*, Лондон, 1880-84, ii. стр. 58.

[137]

Poulton, *указ. соч.*. стр. 82.

[138]

Тамже. стр. 86.

[139]

Каннингем и Макманн, *указ. соч.*. стр. 773.

[140]

К. Стюарт, цитируется Поултоном, *указ. соч.*. стр. 67.

[141]

Сэвилл Кент, *указ. соч.*. стр. 186, описывает цвета живой Рыбы как "различные оттенки светло-малинового и сиреневого".

[142]

Гюнтер, *Изучение рыб*, Лондон, 1880, стр. 524.

[143]

Поултон, *указ. соч.*. стр. 72.

[144]

Другой взгляд на использование "приманки" см. в Каннингеме, *Товарные британские морские рыбы*, Лондон, 1896, стр. 338.

[145]

Günther, *Chall. Отчеты, Zool*. vol. xxii. 1887, стр. 50.

[146]

Предложено Люткеном; Гюнтер, *l. c.*.

[147]

Гарстанг, цитируется Поултоном, *указ. соч.*. стр. 165.

[148]

См. стр. 364.

[149]

Э. Рэй Ланкестер, *профессор Рой. Соч.*. 1873, с. 70.

[150]

Каннингем и Макманн, *указ. соч.*. стр. 781.

[151]

У. Ньютон Паркер, *P.Z.S.* 1888, стр. 359.

[152]

Günther, *Trans. Зоол. Соч.*. vi. 1869, стр. 437.

[153]

Там же, *Изучение рыб*, Эдинбург, 1880, стр. 191.

[154]

Там же. стр. 192.

[155]

Тамже. стр. 190.

[156]

Ленденфельд, *Челл. Отчеты, Зоол*. xxii. 1887, стр. 277. Ссылки на статьи Лейдига, Уссоу, Эмери и других см. в Ленденфельде, *указ. соч.*.

[157]

Мозли, *Отчеты "Челленджера", Зоол*. xxii. 1887, стр. 267.

[158]

К. У. Уилсон, *Журнал. Морф*. xv. 1899, стр. 667.

[159]

Burckhardt, *Ann. Mag. Нат. История*. (7), vi. 1900, стр. 568.

[160]

Там же. *указ. соч.*. стр. 558.

[161]

Вильямсон, *Филолог. Перевод*. cxxxix. 1849, стр. 435; Хертвиг, *Морф. Jahrb*. ii. 1876, p. 328; v. 1879, p. 1; vii. 1882, p. 1; Klaatsch, *ib*. xvi. 1890, p. 97 *et seq*., p. 209 *et seq*.

[162]

С тех пор Клаатш подтвердил эпидермальное происхождение склеробластов, *там же*. xxi. 1894, стр. 153.

[163]

Klaatsch, *Morph. Jahrb*. xvi. 1890, стр. 125; Никерсон, *Булл. Муз. Сост. Зоол. Гарвард*, xxiv. 1893, стр. 115.

[164]

Райдер, *профессор. Acad. Nat. Sci. Филадельфия*, 1892, стр. 219; Смит Вудворд, *Nat. Sci*. iii. 1893, стр. 448.

[165]

Смит Вудворд, *указ. соч.*. стр. 449.

[166]

O. Хертвиг, *Морф. Jahrb*. ii. 1876, p. 374; Klaatsch, xvi. 1890, p. 146.

[167]

Klaatsch, *op. cit*. p. 178.

[168]

O. Хертвиг, *Морф. Jahrb*. vii. p. 15.

[169]

O. Хертвиг, *Морф. Jahrb*. vii. p. 7.

[170]

Там же. vii. стр. 29.

[171]

Там же. ii. стр. 334.

[172]

Hoffbauer, "Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe." *Jahresb. des Schlesischen Fischerei-Vereins*, 1899; J. Stewart Thomson, *Journ. Морская биология. Доц.*. vi. № 3, 1902, с. 373.

[173]

Günther, *Phil. Перевод*. clxi. 1871, стр. 516; Klaatsch, *указ. соч.*. стр. 209.

[174]

Эта часть главы в основном основана на важных исследованиях доктора Гадоу и мисс Эббот. См. *Фил. Пер.*. 186, 1895, с. 163 *и далее*. где даны многочисленные ссылки на работы других писателей.

[175]

Нейромеры - это сегменты тела, определенные и ограниченные выходами последовательных пар спинномозговых нервов из нервного канала.

[176]

Гадов, *указ. соч.*. стр. 190.

[177]

Schneider, *Beitr. z. vergl. Anat. u. Entwickl. Wirbelth*., Берлин, 1879, стр. 51; также Гадов, *указ. соч.*. стр. 196.

[178]

Смит Вудворд, *брит. муз. Кот. Ископаемые рыбы*, Пт. i. 1889, стр. xvii.

[179]

Hasse, *Das natürliche Syst. d. Elasmobranchier*; etc., Jena, 1879, p. 30, *et seq*.

[180]

Гадоу, *указ. соч.*. стр. 194; Ридвуд, *Журнал. Linn. Soc. Zool*. xxvii. 1899, стр. 46.

[181]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1872, с. 526; Видерсхайм, *Морф. Studien*, Йена, 1880, Часть первая, стр. 65; Гадов, *указ. соч.*. стр. 198.

[182]

Бридж, *P.Z.S.* 1897, стр. 722.

[183]

Гадов, *указ. соч.*. стр. 201, *и далее*.

[184]

См. Budgett, *Перевод. Зоол. Соч.*. xvi. Пт. vii. 1902, стр. 315.

[185]

Циттель, *Рукопись Палеонтологии*, iii. 1887-1890, стр. 137 *и далее*.; Гадов, *указ. соч.*. стр. 208.

[186]

Ф. М. Бальфур и У. Н. Паркер, *филол. Пер.*. 173, 1882, с. 388.

[187]

В качестве дополнительных первичных элементов черепа можно упомянуть пару независимо развитых "алисфеноидных" хрящей, которые лежат перед парахордальными костями, между мозгом и глазами, и над трабекулами, и образуют значительную часть межорбитальной области черепа. См. Северцова, *Анат. Anz*. xiii. 1897, p. 413; ibid., *Kupffer Festschrift*, Jena, 1899, p. 281.

[188]

У. К. Паркер, *Пер. Зоол. Соч.*. x. 1878, с. 189.

[189]

Хаксли, *P.Z.S.* 1876, стр. 40.

[190]

У. К. Паркер, *филолог. Перевод*. 163, 1873, с. 95.

[191]

Макмеррич, *Редактор. Канадский институт*. (N.S.) ii. Торонто, 1884, с. 278; Коул, *пер. с англ. Linn. Soc*. vii. Pt. v. 1898, стр. 131.

[192]

У. К. Паркер, *филолог. Пер.*. 174, Пт. ii. 1883, стр. 411; Хаксли, *Журнал. Anat. и физика*. x. 1876, стр. 412; Хаус, *Пер. Биол. соч. Ливерпуль*, vi. 1891, стр. 122.

[193]

Хаксли, *указ. соч.*. стр. 421.

[194]

У. К. Паркер, *филолог. Пер.*. 174, 1883, с. 376-405; Айерс и Джексон, *Журнал. Морф*. xvii. 1901, с. 193.

[195]

Хаксли, *P.Z.S.* 1876, стр. 40, *и далее*.

[196]

Долло, *Бык. Соч . Belge Géol*. etc. ix. 1895, p. 110.

[197]

Hubrecht, *Niederländ. Архив Ф. Зоол*. iii. 1877, стр. 255.

[198]

У. К. Паркер, *филолог. Пер.*. 173, 1882, с. 139; Бридж, *Филология. Пер.*. 169, 1878, с. 683.

[199]

Тракер, *журнал. Anat. и физика*. v. 1871, стр. 166; Мост, *Прок. Бирм. Phil. Soc*. vi. 1888, стр. 118; Баджетт, *Пер. Зоол. Соч.*. xvi. Пт. vii. 1902, стр. 315.

[200]

Баджетт, *Пер. Зоол. Соч.*. xv. 1900, стр. 334.

[201]

Сагемель, *Морф. Jahrb*. ix. 1884, p. 177.

[202]

У. К. Паркер, *филолог. Пер.*. 173, 1882, с. 443.

[203]

Бридж, *P.Z.S.* 1895, стр. 302.

[204]

Сагемель, *Морф. Jahrb*. x. 1885, стр. 1; xxvii. 1891, стр. 489. Суиннертон, *Кварт. Дж. Микр. Наука*. xlv. 1902, стр. 503.

[205]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1871, с. 521; Хаксли, *P.Z.S.* 1876, с. 31; Видерсхайм, *Морф. Стад*. i. Йена, 1880, стр. 46; Мост, *Пер. Зоол. Соч.*. xiv. 1898, стр. 350.

[206]

Ридвуд, *P.Z.S.* 1894, стр. 632.

[207]

Там же. стр. 638.

[208]

Тракуэр, *Энн. Мэг. Физ. История*. (5), ii. 1878, стр. 1.

[209]

Такер, *Пер. Коннектикутская академия*. iii. 1877, стр. 281; Майварт, *Пер. Зоол. Soc*. x. 1879, стр. 439; Бридж, *Linn. Soc. Journ. Зоол*. xxv. 1896, стр. 530.

[210]

Гудрич, *Кварта. Journ. Микр. науки*. 47, 1903-1904, с. 465.

[211]

Смит Вудворд, *Nat. Sc*. i. 1892, стр. 29.

[212]

Смит Вудворд, *брит. Муз. Кот. Ископаемый. Рыбы*, ii. 1891, с. 335.

[213]

У. К. Паркер, *Плечевой пояс и грудина позвоночных*, Ray Soc. 1868; Гегенбаур, *Untersuch. Vergl. Anat. Вирбелт*. Пункт ii. Leipzig, 1865; Wiedersheim, *Das Gliedmassenskelet d. Вирбелт*. Jena, 1892.

[214]

Тракер, *Природа*, 62, 1900, стр. 502.

[215]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Edin*. xxxix. 1899, стр. 843.

[216]

Более вероятно, что у большинства существующих телеостоми тазовый пояс подвергся полному подавлению, и в этом случае эти хрящи являются пережитками, а не рудиментами.

[217]

Посмотрите, однако, на Гудрича, *Кварту. Journ. Micr. Sci*. xlv. 1901, стр. 311.

[218]

Бэшфорд Дин, *анат. Anz*. xi. 1896, стр. 673.

[219]

Баджетт, *Пер. Зоол. Соч*. xvi. Часть vii. 1902, стр. 328.

[220]

Такер, *Пер. Коннектикутская академия*. iv. 1877, стр. 233.

[221]

Тракер, *Геология*. vii. 1890, стр. 15; Гудрич, *л.с.*

[222]

Хасвелл, *профессор. Linn. Soc. N.S.W.* ix. 1884, стр. 71; Howes, *P.Z.S.* 1887, стр. 3.

[223]

Уоррен, *Кварту. Journ. Micr. Sci*. xlv. 1902, стр. 631.

[224]

Ссылки см. в Ridewood, *Nat. Sci*. viii. 1896, стр. 391.

[225]

Райдвуд, *указ. соч.*. стр. 390.

[226]

Ссылки см. в Howes, *Linn. Soc. Journ. Зоол*. xxiii. 1890, стр. 381.

[227]

Хоуз, *указ. соч.*.

[228]

Макаллум. Перепечатано с *документа. Канадский институт. N.S.* ii. 1884, стр. 387.

[229]

Хоуз, *указ. соч.*.

[230]

Хаус, *P.Z.S.* 1890, стр. 669.

[231]

Бальфур и Ньютон Паркер, *филолог. Пер.*. 173, 1882, с. 425.

[232]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 140.

[233]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1871, стр. 542-543.

[234]

Оуэн, *анат. Физ. Позвоночные*, Лондон, 1866, i. стр. 424.

[235]

О гистологии пищеварительного канала и его желез у рыб см. Leydig, *Lehrb. d. Histol. d. Menschen u. d. Tiere*, 1857; Id. *Beitr. zu mikrosk. Anat. u. Entwickl. d. Rochen u. Haie*, Leipzig, 1852; Id. *Anat.-гистол. Untersuch. üb. Fische u. Reptilien*, Berlin, 1853; Molin, *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien*, v. 1850, p. 416; Macallum, *Proc. Канадский институт*. N.S. ii. 1884, стр. 387; Id. *Журнал. Anat. и физика*. xx. 1886, стр. 604; H. Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1893, стр. 109; Айерс, *Джен Цайч*. xviii. 1885, p. 479; Edinger, *Archiv f. mikr. Anat*. xiii. 1876, p. 651; Trinkler, *Archiv f. mikr. Anat*. xxiv. 1884, c. 174. Also Oppel, *Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere*, i.-ii. Йена, 1896-97, где приведены многочисленные другие ссылки.

[236]

Оуэн, *указ. соч.*. стр. 418.

[237]

Оуэн, *л.к.*

[238]

Хиртл, *Парадоксальный лепидозирен. Abhand. d. böhm. Gesell. d. Wiss*. 1845, p. 629.

[239]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*.

[240]

Пол Майер, *Mitt. зоол. Статистика. zu Neapel*, viii. 1888, p. 307.

[241]

Wiedersheim, *Lehrb. d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere*, ed. ii. Йена, 1886, стр. 576.

[242]

Оуэн, *указ. соч.*. стр. 415.

[243]

Т. Джеффри Паркер, *Пер. Зоол. Соч.*. xi. 1879, стр. 49.

[244]

Джеффри Паркер, *указ. соч.*. стр. xi. Рис. 5.

[245]

Тамже. стр. 58.

[246]

Тамже. стр. 58.

[247]

Там же. стр. 59.

[248]

Там же. стр. 58, стр. xi. Рис. 6.

[249]

Günther, *op. cit*. p. 544.

[250]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 141.

[251]

Макаллум, *Журнал. Anat. и Физика*. xx. 1886, стр. 618, 619.

[252]

Оуэн, *указ. соч.*. стр. 424.

[253]

Макаллум, *l.c.*

[254]

Бальфур и Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 425.

[255]

Кювье и Валансьен, *История. Нат. д. Пуасс*. xix. 1846, стр. 151.

[256]

Rathke, *Üb. d. Darmkanal u. d. Zeugungsorgane d. Fische*, Halle, 1824, pp. 62 f.

[257]

Эдингер, *указ. соч.*. стр. 678.

[258]

Т. Джеффри Паркер, *указ. соч.*. стр. 55.

[259]

Archiv f. mikr. Anat. xiii. 1876 год.

[260]

Крукенберг, цитируется мисс Олкок, *Журнал. Anat. и Физкультура*. xiii. (N.S.), 1899, с. 613.

[261]

Станниус, *рук. д. Зоол.*, Берлин, 1854, ii. стр. 201; Оуэн, *указ. соч.*. стр. 425.

[262]

Macallum, перепечатано с *Proc. Канадский институт*, N.S. ii. 1884, стр. 407.

[263]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 138.

[264]

Макаллум, *Журнал. Anat. и Физика*. xx. 1886, стр. 632.

[265]

Легуи, *энн. наук. Нац*. (5), xvii. 1873, ст. 8; и xviii. 1873, ст. 3. Также Macallum, *указ. соч.*. стр. 629.

[266]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 138-139.

[267]

Тернер, *журнал. Anat. и Физика*. vii. 1873, стр. 233.

[268]

Станниус, *указ. соч.*. стр. 197, 198; Оуэн, *указ. соч.*. стр. 428, *и далее*.

[269]

Ссылки см. в Macallum, *Journ. Anat. и Phys*. xx. стр. 624 *и далее*.

[270]

Видерсхайм, *указ. соч.*. стр. 556.

[271]

Хоуз, *указ. соч.*. стр. 393.

[272]

Гюнтер, *Отчеты Челленджера*, "Зоол." xxii. 1887, стр. 3; Гарман, *Булл. Муз. Сост. Зоол. Camb. Месса*. xii. 1885, стр. 20.

[273]

Гюнтер, *указ. соч.*. стр. 545; Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 137.

[274]

Хаус, *указ. соч.*. стр. 393 *и далее*.

[275]

Грэм Керр, *P.Z.S.*, 1901, ii. стр. 484.

[276]

В тех эласмобранхах, которые имеют более пяти жаберных щелей, наблюдается соответствующее увеличение числа жаберных дуг и полубранхий.

[277]

Райдвуд, *Анат. Anz*. xi. 1895, стр. 425.

[278]

Гарман, *Бык. Муз. Сост. Зоол. Harvard*, xii. 1885, p. 1; Günther, *Challenger Reports*, "Zool." xxii. 1887, p. 2.

[279]

На стадии *Ammocoetes* жаберные мешки открываются непосредственно в глотку личинки, которая сохраняется как жаберный канал, тогда как пищевод взрослой особи является самостоятельным и более поздним образованием.

[280]

Dohrn, *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, vi. 1886, стр. 49.

[281]

Шипли, *Кварт. Дж. Микр. Наука*. xxvii. 1887, стр. 350.

[282]

Ср.. стр. 343.

[283]

См. стр. 423.

[284]

Хоуз (*P.Z.S.*, 1893, с. 730) описал некоторые замечательные изменения в органах дыхания у *Петромизона* и *миксина*.

[285]

У некоторых костистых костей большая или меньшее количество жаберных дуг может потерять свои жабры. Это сокращение достигает своего максимума у единственной индийской рыбы-амфибии, *Amphipnous cuchia*, у которой только вторая дуга имеет бисериальные жабры, остальные дуги полностью лишены жабр (*ср.*. стр. 598).

[286]

Бальфур, *Сост. Эмбриол*. ii. 1881, стр. 62.

[287]

Рамзи Райт, *журналист. Anat. и Физика*. xix. 1885, стр. 476.

[288]

Сагемель, *Морф. Jahrb*. ix. 1884, p. 213.

[289]

Рамзи Райт, *указ. соч.*. стр. 482.

[290]

См. стр. 335.

[291]

F. W. Müller, *Arch. Mikrosk. Anat*. xlix. 1897, с. 463.

[292]

Рамзи Райт, *указ. соч.*. стр. 492.

[293]

Ф. Маурер, *Морф. Jahrb*. ix. 1884, p. 229; xiv. 1888, p. 175.

[294]

Günther, *Phil. Перевод*. clxi. 1871, стр. 511; Болдуин Спенсер, *Мемориальный том Макли*, 1892, стр. 1.

[295]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 161; Бридж, *пер. Зоол. Соч.*. xiv. 1898, с. 361.

[296]

Удавы, *Превращаются. Jahrb*. vi. 1880, p. 345. См. рис. 201, стр. 340.

[297]

Bischoff, *Lepidosiren paradoxa*, Leipzig, 1840; Hyrtl, *Abhand. d. böhm. Gesellsch*. 1845, стр. 637; также Мост, *указ. соч.*. стр. 344, 345.

[298]

Тернер, *журналист. Anat. и Физика*. xiv. 1879, стр. 273. Ссылки на других авторов см. в Turner, *op. cit*.

[299]

За эту информацию, основанную на исследовании образца, части которого сейчас находятся в музее Кембриджского университета, я в долгу перед доктором Хармером.

[300]

Ван Бенеден, цитируется Тернером, *указ. соч.*. стр. 282.

[301]

Эндрю Смит, также цитируемый Тернером, *указ. соч.*. стр. 281.

[302]

Дальгрен, *зоол. Булла*. ii. 3, Бостон, 1898; Аллис, *Анат. Anz*. xviii. 1900, с. 257.

[303]

Маккендрик, *Журнал. Anat. и Физика*. xiv. 1879, стр. 461.

[304]

Натуралист с острова Целебес, Лондон, 1889, стр. 30.

[305]

Природа, xxxix. 1889, стр. 285.

[306]

Баджетт, *Пер. Зоол. Soc*. xvi. Pt. ii. 1901, стр. 126.

[307]

Гетте, цитируемый Бальфуром, *Сост. Эмбриол*. ii. 1881, стр. 62.

[308]

Штайндахнер, *Ситц. д. к. акад. д. Висс*. i. 1869, стр. 103; Хиртл, *там же*. стр. 109; Баджетт, *указ. соч.*. стр. 118.

[309]

Буленджер, *P.Z.S.* 1899, стр. 554.

[310]

Semon, *Zoologische Forschungsreisen in Australien*, Pt. i. p. 44, and Atlas.

[311]

Берт Г. Уайлдер, *профессор. Амер. Доц. адв. науки*. 1875, с. 151; *там же*. 1877, с. 306.

[312]

Доктор физико-математических наук. серия 6, vii. 1878, статья 5.

[313]

Болдуин Спенсер, *указ. соч.*. стр. 3.

[314]

Sörensen, *Journ. Anat. и физика*. 1894, стр. 127-138.

[315]

Моро, *доктор естественных наук*. серия 6, *Зоол*. iv. 1876, ст. 8, стр. 62.

[316]

Эрман, *Гилберт Энн, доктор медицинских наук*. xxx. 1808, стр. 113.

[317]

Жобер, *указ. соч.*; *там же*. против. 1877, ст. 8.

[318]

Зографф, *Кварт. Дж. Микр. Наука*. xxviii. 1888, стр. 501.

[319]

Hyrtl, *Sitz. d. k. Akad. Bucc*. x. 1853, стр. 148.

[320]

Hyrtl, *Denksch. k. Akad. Bucc. Wien*. xxiii. 1863, стр. i.; *там же*. x. 1855, стр. 48.

[321]

Хиртл, *там же*. viii. 1854, стр. 185.

[322]

Хиртл, *там же*. xxi. 1863, стр. 7; Сагемель, *Морф. Jahrb*. xii. 1887, p. 307.

[323]

Тейлор, *Эдин. Journ. Sci*. v. 1831, p. 33; Hyrtl, *Denksch. k. Akad. Bucc. Wien*. xiv. 1858, p. 39.

[324]

Hyrtl, *SB. Akad. Висс. Вена*. xi. 1853, стр. 302; Дэй, *Linn. Soc. Journ. Зоол*. xiii. с. 198.

[325]

Берн, *журнал. Linn. Soc. Zool*. xxv. 1894, p. 48.

[326]

Много интересной информации о воздушном дыхании у рыб см. Дэй, *указ. соч.*.; также *P.Z.S.* 1868, стр. 274; и Добсон, *там же*. 1874, стр. 312.

[327]

Семпер, *Жизнь животных*, Междунар. Научная серия, Лондон, 1881, стр. 172.

[328]

Miklucho-Maclay, *Jen. Zeitsch*. iii. 1867, p. 448.

[329]

Wiedersheim, *Lehrb. d. vergl. Anat. d. Wirbelth*. изд. 2, Йена, 1886, стр. 616.

[330]

Голосовая щель снабжена структурой, аналогичной надгортанниковой пластинке у *протоптеруса* (Видерсхайм, *указ. соч.*. стр. 616).

[331]

Бальфур и Ньютон Паркер, *филолог. Перевод*. 173, Часть ii. 1883, стр. 425.

[332]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1871, p. 511; Baldwin Spencer, *Zoologische Forschungsreisen in Australien* (Semon), i. Jena 1898, p. 53.

[333]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 109; Болдуин Спенсер, *указ. соч.*. стр. 54.

[334]

Хенле, цитируется Хаусом, *P.Z.S.* 1887, стр. 501; также Видерсхайм, *указ. соч.*. стр. 622 и рис. 483.

[335]

Bischoff, *Ann. d. Set. Nat*. (2) *Зоол*. xiv. 1840, стр. 136.

[336]

Станний, *почтальон Зоол*. Берлин ii. 1854, стр. 220.

[337]

Гюнтер, *Изучение рыб*, Эдинбург, 1880, стр. 457.

[338]

Бридж и Хэддон, *Фил. Перевод*. Б, 184, 1893, с. 209.

[339]

Рейнхардт, цитируемый Станниусом, *указ. соч.*. стр. 225.

[340]

Кювье и Валансьен, *История. Нац. д. Пуассона*, xxi. 1848, стр. 139; Бридж, *Журнал. Линн. Соц. Зоол*. xxvii. 1900, с. 503.

[341]

Дэй, *P.Z.S.* 1871, стр. 703.

[342]

Sörensen, "Lydorganer hos Fiske," Copenhagen, 1884, p. 85; Kner, *SB. k. Akad. Bucc. Wien*, xi. 1853, p. 138.

[343]

Кювье и Валансьен, *указ. соч.*. против

[344]

Günther, *Brit. Mus. Cat. Рыбы*, ii. 1860, с. 313.

[345]

Моро, *компт. Rend*. lix. 1864, стр. 436.

[346]

J. Müller, *Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Берлин*, 1842, стр. 177.

[347]

Бридж и Хэддон, *указ. соч.*. стр. 234, стр. II. Рис. 18.

[348]

Там же. стр. 216.

[349]

Weber, *De aure et auditu Hominis et Animalium*, Leipzig, 1820, p. 73.

[350]

Моро, *компт. Rend*. lxxx. 1875, стр. 1247.

[351]

Coggi, *Mitth. Зоол. Статистика. Неапель*, vii. 1887, с. 381; Суэйл Винсент и Стэнли Барнс, *Журнал. Anat. и Физика*. xxx. 1896, стр. 545.

[352]

О кровоснабжении воздушного пузыря см. Главу XII.

[353]

См. Главы XIV. XIII. и X.

[354]

Моро, *доктор физико-математических наук*. (6) iv. 1876, ст.

[355]

Моро, *указ. соч.*.

[356]

Бридж и Хэддон, *указ. соч.*. стр. 286.

[357]

Земпер, *Жизнь животных*, Междунар. Научная серия, Лондон, 1881, стр. 321.

[358]

Моро, *указ. соч.*. стр. 3, 4.

[359]

J. Müller, *Vergl. Anat. d. Myxinoiden*, Часть iii. (1839), Берлин, 1841, стр. 186. Для описания сосудистой системы при *Бделлостоме* см. Jackson, *Journ. Цинциннати Соц. Нац. История*. xx. 1901, стр. 13.

[360]

Т. Джеффри Паркер, *филолог. Перевод*. 177, Пт. ii. 1886, стр. 702. Ссылки на Elasmobranchs в целом см. Parker, *указ. соч.*. стр. 725.

[361]

У обыкновенной собачьей рыбы (*Scyllium canicula*) каждая боковая вена присоединяется к задней кардинальной возле места соединения последней с кювьеровым протоком, подключичная вена из грудного плавника открывается непосредственно в соответствующий кювьеров проток.

[362]

Журден, *энн. наук*. (4), xii. 1859, стр. 321; Маккензи, Перепечатка из *Proc. Канадский институт* (N.S.) ii. 1884, стр. 428. Ссылки на Хиртла и других писателей см. в Журдене, *указ. соч.*.

[363]

Бальфур, *Сравнительная эмбриология*, Лондон, ii. 1881, стр. 66, 91 и 96.

[364]

Подкишечная вена также присутствует у взрослых голоцефалов (например, у *Callorhynchus antarcticus*), Т. Джеффри Паркер, *указ. соч.*. стр. 706. Сохранение этой вены у взрослых рыб связано с наличием хорошо развитого спирального клапана.

[365]

Баджетт, *Пер. Зоол. Soc*. xiv. Pt. vii. 1901, стр. 332.

[366]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1872, стр. 535; Болдуин Спенсер, *Мемориальный том Маклея*, 1894, стр. 17.

[367]

Болдуин Спенсер, *указ. соч.*. стр. 24, 30-31. Не представлен на рис. 191.

[368]

Hochstetter, *Morphol. Jahrb*. xiii. 1888, с. 153.

[369]

Позвоночная вена, которая присутствует только с правой стороны, может представлять собой уменьшенную переднюю часть правой задней кардинальной вены, как предположил Болдуин Спенсер (*указ. соч.*).

[370]

В качестве аномалии взрослая лягушка может сохранять эмбриональное соединение правой передней брюшной вены с сердцем (Buller, *Journ. Anat. и Физика*. iii. 1896, стр. 211).

[371]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 179.

[372]

Hyrtl, *Abhand. d. Böhm. Gesellsch*. 1845, p. 643.

[373]

У голоцефалов (например, у *чудовищной химеры*) имеется неполная ушная перегородка, см. Ray Lankester, *Trans. Зоол. Соч.*. x. 1879, с. 502.

[374]

Stannius, *Handb. d. Anat. d. Wirbelth*. Берлин, ii. 1854, стр. 235; Боас, *Морфол. Jahrb*. vi. 1880, p. 527.

[375]

Боас, *Морфол. Jahrb*. vi. 1880, p. 321.

[376]

Ibid. op. cit.

[377]

J. Müller, *Vergl. Anat. d. Myxinoiden*, Часть iii. (1839) Берлин, 1841, стр. 179.

[378]

Т. Джеффри Паркер, *филолог. Перевод*. 177, Пт. ii. 1886, стр. 686; ср. Х. Айерс, *Булл. Муз. Сост. Зоол. Гарвард*, xvii. № 5, 1889, стр. 191.

[379]

Chlamydoselachus в этом отношении более примитивен и имеет всего один выводящий сосуд для двух полубранхей каждой дуги, который соответствует более переднему из двух у *Mustelus* (Айерс, *указ. соч.*.).

[380]

См. сноску на стр. 332.

[381]

Обратите, однако, внимание, что у молодого *чешуекрылого* в каждой дуге есть по два выводящих сосуда, которые, тем не менее, отличаются от таковых у *куньей* мышцы соединением с образованием надбранной артерии перед присоединением к спинной аорте (F. W. Müller, *Arch. Mikr. Anat*. xlix. 1897, стр. 463).

[382]

Т. Джеффри Паркер, *указ. соч.*. стр. 691.

[383]

См. рис. 195 и 196.

[384]

Рамзи Райт, *журналист. Anat. и физика*. xix. 1885, стр. 482; Ф. В. Мюллер, *указ. соч.*.

[385]

Эти сосуды не следует рассматривать как гомологичные примитивным парным аортам Amphioxus и эмбрионам высших позвоночных. Истинная дорсальная аорта иногда сохраняется в виде срединного рудиментарного сосуда, который пересекает головное кольцо.

[386]

О соотношениях эфферентных жаберных сосудов с головным кругом и срединной спинной аортой у разных костистых костей см. Ridewood, *P.Z.S.* 1899, стр. 939.

[387]

На рис. 199 показана только одна из двух внутренних сонных артерий.

[388]

J. Müller, *U. d. Bau u. d. Grenzen d. Ганойден*, Берлин, 1846, стр. 43; Рамзи Райт, *Standard Nat. История*. iii. стр. 48, 49.

[389]

Болдуин Спенсер, *Мемориальный том Макли*, 1892, стр. 1.

[390]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 173.

[391]

Согласно Боасу; для справки, *см.* стр. 329.

[392]

Эта структура может оказаться полуответвлением первой жаберной дуги.

[393]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 167.

[394]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 138.

[395]

De Meuron, *Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyreoïde*, Inaug. Диссертация. Genève, 1886; Maurer, *Morph. Jahrb*. xi. 1886, p. 129; W. Müller, *Jen. Zeitsch*. vi. 1871, p. 428; vii. 1873, p. 327; Dohrn, *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, vi. 1886, c. 49; vii. 1887, c. 301.

[396]

Ср.. стр. 280.

[397]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 135.

[398]

Цитируется Н. Паркером, *l.c.*

[399]

Ван Беммелен, *анат. Anz*. iv. 1889, стр. 400.

[400]

W. Müller, *op. cit*.

[401]

Dohrn, *Mitth. Зоол. Статистика. Неапель*. v. 1884, стр. 141-151; см. также ранее цитированные работы Де Мерона и Маурера.

[402]

Дорн, *указ. соч.*.

[403]

См. стр. 120 и 135. Уилли, *Амфиокс и происхождение позвоночных*, Нью-Йорк, 1894, стр. 30, 31.

[404]

Борода, *Анат. Anz*. ix. 1894, стр. 485.

[405]

Ньютон Паркер, *указ. соч.*. стр. 135.

[406]

Джакомини, цитируется Суэйлом Винсентом, *Журнал. Anat. и Физкультура*. xxxviii. 1903, стр. 41.

[407]

Винсент, *Пер. Зоол. Соч*. xiv. Часть iii. 1897, стр. 41. Библиографию см. в Vincent, *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys*. xv. 1898, p. 319.

[408]

Джакомини, цитируется Суэйлом Винсентом, *Журнал. Anat. и Физкультура*. xxxviii. 1903, стр. 41.

[409]

Винсент, *указ. соч.*. стр. 32, 33.

[410]

Бальфур, *Кварт. Дж. Микр. Наука*. xxii. 1882, стр. 12.

[411]

Суэйл Винсент, *указ. соч.*. стр. 78.

[412]

Тамже. стр. 77, 78.

[413]

Бальфур, *указ. соч.*. стр. 16.

[414]

См. Главу XI.

[415]

Петтигрю, *Передвижение животных*, Интернат. Научная серия, Лондон, 1874, стр. 64; Гадоу, *Наука для всех* (Касселл), v. стр. 302.

[416]

Бридж, *журнал. Linn. Soc. (Зоол.)*, xxv. 1896, с. 530.

[417]

Серенсен, *О лидоганерах в Фиске*, Копенгаген, 1884; Дюфоссе, *Ann. d. Sci. Nat*. Ser. 5, xix. Ст. 5, 1874, и xx. ст. 3, 1874. Ссылки на более ранние статьи см. в Sörensen, *op. cit*.

[418]

Хэддон, *Журнал. Anat. и физика*. xv. 1881, стр. 322; Бридж и Хэддон, *Фил. Пер.*. 184, 1893, с. 168.

[419]

Möbius, *Sitz. d. Berlin. Akad. d. Wiss*. 1889, p. 999.

[420]

Заметки натуралиста о Х.М.С. "Челленджер", Лондон, 1879, стр. 51.

[421]

Упругий пружинный механизм был описан несколькими авторами, которые приписывали ему различные функции, но Соренсен (*указ. соч.*. стр. 85-91) был первым, кто обнаружил его голосовую функцию путем наблюдений и экспериментов на *Doras maculatus*.

[422]

Этот механизм, по-видимому, отсутствует у одного вида *пангасиусов* (*P. micronema*). Бридж и Хэддон, *указ. соч.*. стр. 220.

[423]

Моро, *компт. Рендус*, lix. 1864, стр. 436; *Доктор физико-математических наук*. (6) iv. 1876, стр. 65.

[424]

Sörensen, *Lydorganer*, p. 82, *et. seq*.

[425]

Ср. Меттенхаймер, *арх. анатомии и физиологии*. 1858, с. 302.

[426]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1871, с. 542.

[427]

Паппе, *Краткий обзор съедобных рыб на мысе Доброй Надежды*, Кейптаун, 1853, стр. 8.

[428]

Гюнтер, *Изучение рыб*, Эдинбург, 1880, стр. 427.

[429]

Дэй, *Рыбы Великобритании и Ирландии*, Лондон, 1880-1884, стр. 151.

[430]

Sörensen, *op. cit*.

[431]

Моро, *указ. соч.*.

[432]

Эварт, *филолог. Перевод*. 179 (в), 1888, стр. 399, 410 и 539; 183 (в), 1893, стр. 389.

[433]

Балловиц, *арх. Mikr. Anat*. l. 1897, p. 686; Carl Sachs, *Untersuchungen am Zitteraal*, Leipzig, 1881.

[434]

Ballowitz, *Das Electrische Organ des Africanischen Zitterwelses*, Jena, 1899.

[435]

Попался, *Фил. Пер.*. 178, 1888, с. 487.

[436]

Указ. соч. *цит*. стр. 535.

[437]

См. стр. 580.

[438]

Грэм Керр, *Кварта. Journ. Micr. Sci*. xlvi. 1902, стр. 417.

[439]

Номенклатуру мозга и его полостей см. Т. Дж. Паркер, *Природа*, xxxv. 1886, стр. 208; и Паркер и Хасвелл, *Учебник зоологии*, Лондон, 1897, ii. стр. 94.

[440]

Возможно, что передний мозг - это просто выпуклая передняя часть таламенцефалона; если это так, то полушария действительно являются парными выростами из таламенцефалона.

[441]

У ящериц *любой* из двух пузырьков может стать теменным глазом (Dendy, *Кварт. Journ. Micr. Sci*. xlii. 1899, стр. 111).

[442]

Холм, *Трансформация. Jahrb*. xxix. 1901, p. 365.

[443]

Мешочки, вероятно, выделяют жидкое содержимое желудочков.

[444]

Халлер, *Морф. Jahrb*. xxvi. 1898, стр. 345.

[445]

Горонович, *Морф. Jahrb*. xiii. 1888, с. 427.

[446]

Burckhardt, *Das Central-Nervensystem v. Protopterus annectens*. Berlin, 1892.

[447]

Сандерс, *Энн. Урожденная. История*. (6) iii. 1889, стр. 157.

[448]

Смотрите важную статью Гаскелла, *Журнал. Физиология*. vii. 1886, стр. 1.

[449]

Херрик, *журнал. Neur*. ix. стр. 153; Коул, *Пер. Рой. Соч. Edinb*. xxxviii. 1896, стр. 631; Ид. *Пер. Linn. Soc*. vii. 1898, стр. 115, к которому прилагается превосходная библиография.

[450]

Для обсуждения отношения "концевых почек" к ощущению вкуса у рыб см. Бейтсон, *Журнал. Marine Biol. Ass*. i. (N.S.) 1890, стр. 225; и Херрик, *Рыбный комиссар США. Булла*. 1902, стр. 237. В последней статье приводится библиография по данному вопросу.

[451]

Эти волокна включены Херриком в висцеральную сенсорную, или "коммуникативную", систему.

[452]

Смотрите ранее цитировавшиеся статьи Херрика и Коула; также Ewart, *Пер. Roy. Soc. Эдинб*. xxxvi. 1892, стр. 59; Коллиндж, *Кварта. Journ. Micr. Sci*. xxxvi. 1894, стр. 499; и Херрик, *Журнал. Сост. Неврология*, xi. 1901, стр. 177.

[453]

Эллис, *Журнал. Морф*. ii. 1889, стр. 463.

[454]

Джонстон, *Журнал. Сост. Неврология*, xii. 1902, стр. 2.

[455]

Fuchs (*Archiv f. d. ges. Физиология*. lix. 1895, стр. 454) предположил, что эти органы могут быть связаны с восприятием изменений давления. Также утверждалось, что они связаны с установлением равновесия и координацией движений плавников. (См. *Американский журнал. Физиология*. i. стр. 128.)

[456]

Burckhardt, *Das Central-Nervensystem v. Protopterus*, Berlin, 1892, p. 32.

[457]

Бридж, *Журнал. Linn. Soc*. xxvii. 1900, с. 503.

[458]

Райдвуд, *Журнал. Anat. и Физкультура*. xxvi. 1892, стр. 26.

[459]

E. H. Weber, *De aure et auditu Hominis et Animalium*. Часть i. *De aure Animalium Aquatilium*, Лейпциг, 1820; Бридж и Хэддон, *Фил. Пер.*. 184, 1893, с. 65.

[460]

Сагемель, *Морф. Jahrb*. x. 1885, p. 22.

[461]

Веберовы косточки представляют собой модифицированные компоненты некоторых передних позвонков. Скафий представляет нервную дугу первого позвонка; интеркалярий - это дуга второго позвонка; в то время как трипус, вероятно, является ребром третьего позвонка. У Characinidae и карповых присутствует дополнительная косточка, "клауструм".

[462]

See also Sörensen, *Journ. Anat. и Физика*. xxix. 1895, стр. 399; и Бридж, *Журнал. Linn. Soc*. xxvii. 1900, с. 531.

[463]

Бридж и Хэддон, *указ. соч.*. стр. 261.

[464]

Id. *Proc. Roy. Soc*. lii. 1892, стр. 139.

[465]

Купффер, *Жеребец. vergl. Entwickl. d. Kopfes d. Kraniaten*, iii. 1895, p. 6.

[466]

При *бделлостоме* орган обоняния возникает как *пара* выростов из гипофизарной инволюции (Бэшфорд Дин, *Festschrift*Купффера, Йена, 1899, стр. 269).

[467]

Кайл, *Журнал. Linn. Soc. (Зоол.)*, xxvii. 1900, стр. 541.

[468]

Beer, *Wien. клин. Wochenschr*., № xlii. 1898, стр. 11.

[469]

Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, Jena, 1900, p. 534.

[470]

Риттер, *Бык. Муз. Сост. Зоол.*. xxiv. 1893, стр. 51.

[471]

Eigenmann, *Arch. f. Entwickelungsmech*. viii. 1899, c. 545.

[472]

Studnička, *Sitzber. k. böhm. Гэс. Bucc*., 1899, № xxxvii.

[473]

Чун, *лок. цит*. стр. 536.

[474]

Вероятно, что архинефрический проток происходит от эмбрионального эпибласта; отсюда предположение, что у примитивных позвоночных проток представлял собой продольную бороздку в поверхностной коже, в которую пронефрические канальцы выходили наружу.

[475]

W. Müller, *Jen. Zeitsch*. ix. 1875, p. 107; Semon, *Carl Gegenbaur's Festschrift*, Leipzig, 1896, iii. p. 169.

[476]

Jungersen, *Zool. Anz*. xxiii. 1900, c. 328.

[477]

Бридж, *Журнал. Anat. и Физика*. xiv. 1879, стр. 81; Bles, *ib*. xxxii. 1898, стр. 484; *Proc. Roy. Соч.*. lxii. 1898, стр. 232.

[478]

Макс Вебер, *Морф. Jahrb*. xii. 1886, p. 336.

[479]

Юарт, *журнал. Anat. и Физика*. x. 1876, стр. 488.

[480]

Берн, *Линн. Сок. Journ. Зоол*. xxvi. 1898, с. 487.

[481]

Semper, *Centralblatt f. Med. Bucc*. 1875, № 29; Ф. М. Бальфур, *Журнал. Anat. и физика*. x. 1875, стр. 17; Изд. *Сравнительная эмбриология*, Лондон, 1881, ii. стр. 568.

[482]

Хаксли, *P.Z.S.* 1883, стр. 132.

[483]

Budgett, *Пер. Зоол. Соч.*. xv. 1901, стр. 323; xvi. 1902, стр. 315.

[484]

Грэм Керр, *P.Z.S.* 1901, стр. 484; *Proc. Phil. Soc. Кембридж*, xi. Pt., 1902, стр. 329.

[485]

Грэм Керр, *указ. соч.*.

[486]

Хирота, *журнал. Колл. наук. Имп. Унив. Япония*, vii. 1895, с. 367.

[487]

О яйцах циклостомов см. Главу XVI.

[488]

Описание икринок и привычек размножения, а также развития личинок и миграций британских морских рыб см. в M'Innosh and Prince, *Пер. Roy. Soc. Edin*. 1890; M'Intosh, *Ann. Отчет Совета по рыболовству Шотландии*, 1892; Каннингем, *Товарные морские рыбы Британских островов*, Лондон, 1896; M'Интош и Мастерман, *Истории жизни британских морских пищевых рыб*, Лондон, 1897; также многочисленные статьи Каннингема, Холта, Гарстанга и Аллена в *журнале. Морская биология. Доц. Плимут*, тома i.-vi.

[489]

См. Главу XVII.

[490]

Каннингем, *указ. соч.*. стр. 69.

[491]

Гитель, *Арх. Зоол. Expér. et Gén*. (3), i. 1893, стр. 611.

[492]

Гарман, *Память. Муз. Сост. Зоол*. xix. 1895, № 1, с. 11.

[493]

Каннингем, *указ. соч.*. стр. 358.

[494]

H. v. Jhering, *Zeitschr. висс. Зоол*. xxxviii. 1883, стр. 468.

[495]

См. стр. 592.

[496]

Olt, *Zeitschr. висс. Зоол*. lv. 1893, стр. 643.

[497]

Ср.. стр. 584.

[498]

Баджетт, *Пер. Зоол. Соч.*. xvi. Пт. ii. 1901, стр. 130.

[499]

См. Главу. XVII. стр. 434.

[500]

Eigenmann, *Bull. Рыбное общество*. (США), 1892, с. 381; *Арх. Entwickelungsmech*. iv. 1896, стр. 125; Каннингем, *указ. соч.*. стр. 356, *и далее*.

[501]

Общий обзор полового диморфизма у рыб см. в книге Каннингема "*Половой диморфизм в царстве животных"*, Лондон, 1900, стр. 178-227. Некоторые из наиболее ярких примеров полового диморфизма упоминаются в главах, посвященных различным семействам рыб.

[502]

Холт, "О разведении дракончика (*Callionymus lyra*)", *P.Z.S.* 1898, стр. 281.

[503]

Хоуз, *Линн. Сок. Journ. Зоол*. xxiii. 1891, стр. 539, где даны ссылки на литературу по данному предмету.

[504]

Американские ведьмы, вероятно, принадлежат к отдельному виду, *M. limosa* Girard; Бэшфорд Дин, *Наука* (N.S.), xvii. 1903, стр. 433.

[505]

Бэшфорд Дин, "*Фестиваль*" Купффера, Йена, 1809, стр. 227 *и далее*.

[506]

Journ. Морф. xvii. 1898, с. 213.

[507]

Джордан и Эверманн, *уроженец США. Mus*. № 47; *Рыбы Северной и Средней Америки*, Пт. i. 1896, стр. 6.

[508]

Б. Дин, *указ. соч.*. стр. 230 *и далее*.

[509]

Джордан и Эверманн, *указ. соч.*. стр. 9 *и далее*.

[510]

Plate, *Sitzungsb. d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin*, No. 8, 1897, p. 137.

[511]

Бэшфорд Дин и Ф. Б. Самнер, *Пер. N. Y. Acad. Sci*. xvi. 1897, стр. 321.

[512]

Dohrn, *Mitth. Зоол. Статистика. Неапель*, vi. 1886, стр. 59; Шипли, *Кварт. Journ. Микроскоп. Наука*. xxvii. 1887, стр. 325.

[513]

Р. Олкок, *Журнал. Anat. и Физкультура*. xiii. (N.S.), 1899, с. 623.

[514]

Дэй, *Рыбы Великобритании и Ирландии*, Lond. ii. 1880-84, стр. 360.

[515]

Данске Ингольф-Экспедиция, ii. № 2, Копенгаген, 1898.

[516]

Каннингем, *Товарные морские рыбы*, Лондон, 1896, стр. 64.

[517]

Каменщик по дереву и Олкок, *проф. Рой. Соч.*. 49, 1891, с. 359.

[518]

Leydig, *Mikrosk. Anat. u. Entwick. d. Rochen u. Haie*, Leipzig, 1852, p. 90 *et seq*.

[519]

Т. Дж. Паркер, *Перевод. Новозеландский институт*. xxii. 1889 (1890), стр. 331.

[520]

Смит Вудворд, *Палеонтология позвоночных*, Кембридж, 1898, стр. 32.

[521]

Б. Дин, *журнал. Морф*. ix. 1894, стр. 87. *Пер. Нью-Йоркская академия наук*. xiii. 1894, стр. 115.

[522]

Тракуэр, *Геол. маг.*. (3), т. 1888, с. 81; *Пер. Геол. соц. Глазго*, xi. 1897, стр. 41.

[523]

Ссылки см. в *Учебнике палеонтологии Зиттеля* (англ. пер. под ред. К. Р. Истмена), Лондон и Нью-Йорк, ii. 1902, стр. 22-23.

[524]

Смотрите также восстановление *Pleuracanthus gaudryi* из каменноугольных измерений Commentry, Алье, Франция, К. Броньяра; Циттель, *указ. соч.*. стр. 23.

[525]

A. Fritsch, *Fauna der Gaskohle in Böhmen*, ii. Прага, 1889; Кнер, *СБ. акад. Bucc. Wien Math.-Naturw. Cl*. lvii. Pt. i. 1868, стр. 290; Тракер, *Геол. маг.*. (3), v. 1888, стр. 511, и (4) i. 1894, стр. 254.

[526]

Гюнтер, *Изучение рыб*, изд. 1880; *Британский муз. Кат. Рыбы*, viii. 1870; Мюллер и Генле, *Syst. Beschr. d. Plagiost*. Berlin, 1841. Hasse, *Natürl. Системный администратор Elasmobr*. Jena, 1879. Гуд и Бин, *Океаническая ихтиология*, Вашингтон, 1895. Джордан и Эверманн, *Рыбы Северной и Средней Америки*, Вашингтон, 1896, П. И. Смит Вудворд, *Палеонтология позвоночных*, Кембридж, 1898; id. *Брит. Муз. Кот. Ископаемый. Рыбы*, i. 1889, ii. 1891; Циттель, *указ. соч.*.

[527]

Гарман, *Бык. Муз. Сост. Зоол. Гарвард*, xii. № 1, 1885, стр. 1; Гюнтер, *Чел. Представитель Зоол*. xxii. 1887, стр. 2.

[528]

Смит Вудворд, *урожденный. Наука*, 1892, стр. 671.

[529]

Гюнтер, *Изучение рыб*, стр. 328.

[530]

Гуд и Бин, *указ. соч.*. стр. 23.

[531]

Müller and Henle, *op. cit*.

[532]

Boulenger, *Ann. Mag. Нат. История*. (7), x. 1902, стр. 51.

[533]

Дэй, *британские рыбы*, Лондон, 1880-84, ii. стр. 294.

[534]

Кантор, цитируемый Гюнтером, *указ. соч.*. стр. 318.

[535]

Т. Дж. Паркер, *P.Z.S.* 1887, стр. 27.

[536]

Д. С. Джордан, *Калифорнийская академия наук*. (3), *Зоол*. i. 1898; Бэшфорд Дин, *Наука* (N.S.), xvii. 1903, стр. 630.

[537]

Смит Вудворд, *Анна, маг. Урожденная. История*. (7), iii. 1899, стр. 487.

[538]

Кершоу, *Викторианский естествоиспытатель*. xix. 1901, стр. 62; Уэйт, *Рек. Австралия. Mus*. iv. 1901, стр. 263.

[539]

Олкок, *Энн, Мэг. Урожденная. История*. (6), iv. 1889, стр. 379.

[540]

Дэй, *указ. соч.*. стр. 324. См. также Stead, *Journ. Mar. Биол. Acc*. iv. 1895-97, с. 264.

[541]

Палеонтология позвоночных, Кембридж, 1898, стр. 32.

[542]

Я в долгу перед мистером Буленджером за эти замечания.

[543]

Олкок, *Энн, Мэг. Урожденная. История*. (6), iv. 1889, стр. 380.

[544]

Джордан и Эверманн, *указ. соч.*. стр. 76.

[545]

Дэй, *указ. соч.*. стр. 336.

[546]

Циттель, *указ. соч.*. стр. 41.

[547]

Джордан и Эверманн, *указ. соч.*. стр. 85.

[548]

Günther, *op. cit*. p. 348.

[549]

Дюмериль, цитируемый Джорданом и Эверманном, *указ. соч.*. стр. 92.

[550]

Рохон, *Верхандл. к. Мин. Гес. Петербург*, xxxiii. 1895, с. 1.

[551]

Смит Вудворд, *Прок. Зоол. Soc*. 1886, с. 527; и 1887, с. 481.

[552]

Id., *Ann. Mag. Нат. История*. iv. (6), 1889, стр. 275.

[553]

Günther, *Ann. Mag. Нат. История*. (6) iv. 1889, стр. 415.

[554]

См. также отчет о яйцекладке химероида, извлеченной с глубины 516 морских саженей в Бенгальском заливе (Wood-Mason and Alcock, *Ann. Mag. Нац. История*. (6) viii. 1891, стр. 21).

[555]

Гуд и Бин, *указ. соч.*. стр. 32.

[556]

Мицукури, *зоол. Mag. Токио*, 1895, цитируется в *Nat. Sci*. viii. 1896, стр. 10.

[557]

Günther, *Chall. Отчеты, Зоол*. xxii. 1887, стр. 12.

[558]

Бэшфорд Дин, *член парламента. Нью-Йоркская академия наук*. ii. Часть i. 1899, стр. 28; *Биол. Булла*. iv. 1903, стр. 270.

[559]

Э. Т. Ньютон, *Мэм. Геол. Обзор. Моногр*. iv. 1878; Рисс, *Палеонтогр*. xxxiv. 1887, стр. 1; Смит Вудворд, *Брит. муз. Кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, с. 52; Циттель, *Учебник палеонтологии*, английское изд., Лондон и Нью-Йорк, ii. 1902, с. 46.

[560]

Отсюда и название "Телеостоми", или Рыбы с совершенным ртом.

[561]

Буланже, *Пуассоны бассейна Конго*, Брюссель, 1901, стр. 2. Смит Вудворд (*брит. муз. Кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, с. 317; и *Верт. Палеонт*. Cambridge, 1898, стр. 78), следуя Cope, выделяет четыре подотряда: Haplistia, Rhipidistia, Actinistia и Cladistia. Первый подотряд зарезервирован для Tarrasiidae, семейства, в которое входят только малоизвестные *Tarrasius problematicus* из нижнего каменноугольного периода Шотландии.

[562]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Edinb*. xxvii. 1875, стр. 383.

[563]

Уайтливз, *Пер. Рояль. Соч . Канада*, vi. 1888, стр. 77.

[564]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Edinb*. xxx. 1881, стр. 169.

[565]

Тракер, *Прок. Рой. Сок. Эдинб*. xvii. с. 388.

[566]

Reiss, Die Coelacanthinen, *Palaeontogr*. xxxi. 1888, стр. 1; Смит Вудворд, *Брит. муз. Кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, с. 394.

[567]

См. также *Курт индикус*, стр. 688.

[568]

Смит Вудворд, *указ. соч.*. стр. 412.

[569]

Буланже, *Пуасс. Бас. Конго*, стр. 10. Список наиболее важных работ см. на стр. 18-19 этой работы.

[570]

Мистер Буленджер сообщает мне, что он рассматривает эти шипы как модифицированные гребневые чешуйки или fulcra. Последние представляют собой чешую, подобную срединному позвоночнику или **Λ**-образную чешую по отношению к передним краям срединных плавников у некоторых кроссоптеригий (*например,* Osteolepidae) и у многих хондростей и голостей.

[571]

Boulenger, *op. cit*. p. 20 *et seq*.; id. *Ann. Mus. Конго, Зоол*. (1), i. Часть 4, Брюссель, 1899, стр. 61; ii. Часть 2, 1902, стр. 23.

[572]

Текст. Camb. Phil. Soc. x. 1900, стр. 236; *Пер. с англ. Зоол. Соч.*. xvi. Пт. ii. 1901, стр. 115.

[573]

Амер. Нат. xxxiii. 1899, стр. 721; *Наука* (2), ix. 1899, стр. 314.

[574]

Баджетт, *Пер. Зоол. Soc*. xv. Pt. vii. 1901, стр. 330.

[575]

Пер. Зоол. Soc. xvi. Pt. ii. 1901, стр. 118; также сноска на стр. 317.

[576]

с. 290.

[577]

Тракер, *Журнал. Геол. соц. Ирландия* (2), 1871, стр. 249.

[578]

Boulenger, *Les Poissons du Bassin du Congo*, Bruxelles, 1901, p. 27.

[579]

Тракер, *Моногр. Палеонт. Соч. 1877 г.*; *Кварта. Journ. Геол. Соч.*. xxxiii. 1877; *Пер. Рой. Соч . Эдинб*. xxx. 1883, стр. 22; *Энн. Маг. Нац. История*. (4) xv. 1875, стр. 237; Смит Вудворд, *Память. Геол. Обзор. Уэльс, Палеонтология*. № 4, 1890, и № 9, 1895.

[580]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Эдинб*. xxix. 1879, стр. 343.

[581]

Смит Вудворд, *брит. Муз. Кот. Ископаемый. Рыбы*, iii. 1875, стр. 7.

[582]

Тракуэр, *Геол. маг.*. (3) iv. 1887, стр. 248; Смит Вудворд, *Брит. муз. Кат. Ископаемые. Рыбы*, iii. 1895, стр. 23.

[583]

Джордан и Эверманн, "Рыбы Северной и Средней Америки", *Бык. Нац. США. Mus*. № 47, Часть первая, 1896, стр. 101.

[584]

Джордан и Эверманн, *указ. соч.*. стр. 102.

[585]

Дэй, *Рыбы Великобритании и Ирландии*, ii. 1880-84, стр. 282.

[586]

Ил., *указ. соч.*. стр. 279.

[587]

Брит. Муз. Кот. Ископаемые. Рыбы, iii. стр. 48, 415.

[588]

Бэшфорд Дин, *Q.J.M.S.* xxxviii. стр. 413.

[589]

Этот род также встречается в меловом периоде Бразилии (Смит Вудворд, *A.M.N.H.* (7) ix. 1902, стр. 87.)

[590]

Возможно, что аналогичная артикуляция присутствует у *лепидота* (Smith Woodward, *Brit. Mus. Cat. Ископаемые. Рыбы*, iii. стр. 79).

[591]

Джордан и Эверманн, *указ. соч.*. стр. 108, *и далее*.

[592]

Алекс. Агассис, *профессор. Амер. Акад. Искусство и наука*. xiii. 1878, стр. 65; Марк, *Булл. Муз. Сост. Зоол. Гарвард*, XIX. 1890, стр. 1.

[593]

Марк, *указ. соч.*. стр. 3.

[594]

Pander, *Ueber die Ctenodipterinen des Devonischen Systems*, St. Petersb. 1858.

[595]

Тракуэр, *Энн. Мэг. Физ. История*. (5), ii. 1878, p. 1; *Geol. Mag*. (3), vi. 1889, стр. 97; Смит Вудворд, *Брит. муз. Кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, стр. 235 *и далее*.

[596]

Тракер, *Журнал. Рой. Геол. соц. Ирландия* (N.S.), iii. 1873, стр. 41; *Указ. соч. Соч. Эдинб*. xvii. 1890, стр. 393.

[597]

Кнер, *Сб. к. акад. Висс. Математика.-Naturw. Cl*. lvii. Pt. ii. 1868, стр. 279.

[598]

Смотрите Главы. XI. XII. и XIV.

[599]

Миалл, *Палеонт. Soc*. 1878; Teller, "Ueber Ceratodus sturi," *Abh. k. k. Geol. Reichsanst*. Wien. xv. 1891.

[600]

Günther, *Phil. Перевод*. 161, 1871, с. 511.

[601]

Семон, *зоол. Forsch. im Australien*, i. Jena, 1893, p. 13 *et seq*.

[602]

Семон, *указ. соч.*. стр. 115.

[603]

Список наиболее важных работ о *протоптерусах* см. Boulenger, *Les Poissons du Bassin du Congo*, Брюссель, 1901, стр. 40-42.

[604]

Тракуэр, *представитель Британии. Ass*. 1871 (2), стр. 143; Буленджер, *P.Z.S.* 1891, стр. 147.

[605]

Ньютон Паркер, *Пер. Рой. Ирландская академия*. xxx. 1892, стр. 201.

[606]

Пер. Зоол. Соч.. xvi. Пт. ii. 1901, стр. 119.

[607]

Bohls, *Gött. Nachrichten*, 1894, p. 84; Lankester, *Trans. Зоол. Soc*. xiv. Pt. i. 1896, стр. 11; Гоэлди, xiv. Pt. vii. 1898, стр. 413; Грэм Керр, *Филол. Перевод*. (B), 192, 1900, стр. 299.

[608]

Хант, *P.Z.S.* 1898, стр. 41.

[609]

Ланкестер, *Природа*, 49, 1894, стр. 555; id. *Пер. Зоол. Soc*. xiv. Pt. i. 1896; Грэм Керр, *указ. соч.*. стр. 306.

[610]

Для получения дополнительной информации о разработке *Лепидозирена* см. Ценный документ Грэма Керра, *указ. соч.*.

[611]

Dollo, *Sur la Phylogénie des Dipneustes*, Bruxelles, 1895.

[612]

Критические замечания см. в Тракуэре, *брит. Жопа. Отчеты*, 1900, стр. 776 *и далее*.

[613]

Сравните рис. 301 и 304.

[614]

Следует отметить, что *Protopterus dolloi* приближается *лепидосирену* по форме своего тела, более напоминающей угря, и по большому количеству пар ребер (54), которыми он обладает (Boulenger, *указ. соч.*. стр. 37).

[615]

Тракуэр, *Энн. Урожденная. История*. (6) vi. 1890, стр. 485; *Труды. Phys. Soc. Edinb*. xii. 1893, стр. 87; *там же*. стр. 312; *P.Z.S.* 1897, стр. 314; Бэшфорд Дин, *пер. с англ. Нью-Йоркская академия наук*. xv. 1896, стр. 101; *Воспоминания. Нью-Йоркская академия наук*. ii. 1900, стр. 1.

[616]

В недавно опубликованном важном вкладе в наши знания о *Palaeospondylus*, сделанном профессором и мисс Соллас (*Phil. Trans*. 196, 1903, стр. 343), они описывают структуры на брюшной поверхности головы, которые, по их мнению, являются жаберными дугами, а также другие, которые, по их мнению, могут представлять подъязычные и нижнечелюстные элементы.

[617]

Грэм Керр, *Прок. Camb. Phil. Soc*. x. 1900, стр. 298.

[618]

Ланкестер, *Естественные науки*. xi. 1897, стр. 45.

[619]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Edinb*. xxxix. 1899, стр. 595 и 828.

[620]

Id. *Пер. Roy. Soc. Edinb*. xxxix. 1899, с. 844; *Геол. Маг.*. vii. 1900, с. 153; ix. 1902, с. 289; *Пер. С англ. Roy. Soc. Edinb*. xl. Pt. iv. 1903, стр. 723.

[621]

Ланкестер, *Моногр. Палеонт. Soc*. 1868, 1870; *Geol. Mag*. x. 1873, стр. 241; Смит Вудворд, *брит. муз. кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, стр. 159.

[622]

Тракер, *Пер. Русский. Соч. Edinb*. xxxix. 1899, стр. 834.

[623]

Ланкестер, *Моногр. Палеонт. Soc*. 1868 и 1870; Смит Вудворд, *брит. муз. кат. Ископаемые. Рыбы*, ii. 1891, с. 176.

[624]

Тракер, *Профессор Роя. Phys. Soc. Edinb*. xii. 1894, стр. 269.

[625]

Пер. Русский. Соч. Edinb. xxxix. стр. 843 *и далее*.; *Представитель брит. Acc*. 1900, стр. 768.

[626]

См. Критические замечания Смита Вудворда, *Geol. Mag*. vii. 1900, стр. 66.

[627]

Ланкестер, *Естественные науки*. xi. 1897, стр. 46.

[628]

Тракер, *указ. соч.*. стр. 837.

[629]

Смит Вудворд, *Энн. Урожд. История*. (7), т. 1900, стр. 416.

[630]

Тракер, *Моногр. Палеонт*. Соч. 1894.

[631]

Тракуэр, *Энн. Урожденная. История*. (6), ii. 1888, стр. 485.

[632]

Тракер, *Профессор Роя. Phys. Soc. Эдинб*. xi. 1891-92, стр. 283.

[633]

Тракуэр, *Энн. Урожденная. История*. (6), т. 1890, стр. 125.

[634]

Тракуэр, *Геол. маг.*. (3), vii. 1890, стр. 55; *Труды. Phys. Soc. Эдинб*. x. стр. 227.

[635]

Идентификатор. *Геол. маг*. (3), vi. 1889, стр. 1.

[636]

Ньюберри, *Палеозойские рыбы Северной Америки, Понедельник, Геология США. Обзор*, xvi. 1889; Бэшфорд Дин, *Рыбы, живые и ископаемые*, Нью-Йорк, 1895, стр. 129 *и последующие*.; *Нью-Йоркская академия наук*. ii. 1901, стр. 87; Истман, *амер. Журнал науки*. (4), ii. 1896, стр. 46; *Амер. Геология*. xviii. 1896, с. 222; *Бюлл. Муз. Сост. Зоол*. xxxi. 1897, с. 19.

[637]

Представитель. Брит. Доц.. 1900, стр. 779.

[638]

Естественное положение костистых в ряду Рыб указано на стр. 149.

[639]

Это существует у *Дапедиуса*, как указал А. С. Вудворд. Но этот род, безусловно, следует удалить из окрестностей *Lepidotus*, и он, по-видимому, имеет родство с Pholidophoridae.

[640]

Краткий обзор классификации, приведенной в этой работе, был опубликован в *"Анналах и журнале естественной истории"* (7), xiii. 1904, стр. 161. Были внесены некоторые исправления, главным образом благодаря исследованиям доктора У. Г. Ридвуда.

[641]

См. стр. 553, рис. 333, B.

[642]

Ср. Боас, *Морф. Jahrb*. vi. 1880, стр. 527, который обнаружил конус, но в еще более рудиментарном состоянии и с единственным рядом клапанов, у *Heterotis* и *Notopterus* также.

[643]

Для общего описания рыб этого семейства см. Boulenger, *P.Z.S.* 1898, стр. 775, и *Poissons du Bassin du Congo*, стр. 49 (1901), где можно найти библиографический указатель к основным публикациям по анатомии и физиологии.

[644]

Пер. Зоол. Соч.. xvi. 1901, стр. 126.

[645]

Journ. Linn. Soc. xxvii. 1900, c. 503.

[646]

Об анатомии, ср. Агассис, в стихотворении "Pisc. Brasil." p. 32; Hyrtl, *Denkschr. Ak. Wien*, viii. 1855, p. 73; Hemprich and Ehrenberg, "Symb. Физика." Зоотом. пожалуйста. viii. и ix.; Бридж, *P.Z.S.* 1895, стр. 302.

[647]

Я не смог убедить себя в существовании межключичной пластинки у представителей этого рода, но я удовлетворен тем, что постключица находится на внешней стороне ключичной дуги. Кость, которая у *спаниодона* рассматривалась как небольшая межзубная пластинка, на мой взгляд, является глоссогиальной.

[648]

Об истории жизни британских клупеидов см. Хайнке, "Naturgeschichte des Herings" (*Abh. Deutsch. Seefisch. Версия*. ii. 1898); Дж. Т. Каннингем, "История жизни сардины" (*J. Mar. Биол. Задница*. [2] iii. 1894, стр. 148), а также руководства последнего автора (*Товарные рыбы Великобритании*, 1896) и М'Интоша и Мастермана (*Британские морские пищевые рыбы*, 1897).

О дополнительных жаберных органах некоторых родов см. стр. 294.

[649]

За важный вклад в наши знания о европейских и американских лососевых после публикации рассказа Гюнтера в Каталоге Британского музея, ср. F. Day, *British and Irish Salmonidae* (1887), Smitt, *крит. Förteckn. Riksmus. Лососевая* (1886), Фатио, *Фауна швейцарских вертелов*, против (1890), и Джордан и Эверманн, *Рыба. Северная Америка*, i. (1896).

[650]

У *Anomalopterus*, однако, существует своего рода жировой плавник в виде складки или валика на спине, но *перед* лучистой спинной частью.

[651]

Подробное описание черепа *Alepocephalus rostratus* было дано Гегенбауром, *Morphol. Jahrb*. iv. Suppl. 1878, p. 1.

[652]

Как указал Гегенбаур. Эти формы, однако, помещаются жабрами в отдел, характеризующийся атрофией или отсутствием мезокоракоида.

[653]

См. выше, стр. 178.

[654]

Зоол. Jahrb. Anat. xviii. 1903, с. 58.

[655]

Морфол. Jahrb. x. 1885, p. 22.

[656]

Для обозначения этих косточек см. Бридж и Хэддон, *Proc. Roy. Соч.*. xlvi. 1889, стр. 310.

[657]

Об анатомии Characinidae см. Sagemehl, *Морфол. Jahrb*. x. 1885, стр. 102, и xii. 1887, стр. 307, и Rowntree, *Tr. Linn. Soc*. ix. 1903, стр. 247.

[658]

Поврежденный конец хвоста легко воспроизводится. Как и у ящериц, ось регенерированной части представляет собой неразделенную кальцинированную трубку.

[659]

Ср. Рейнхардт, *арх. ф. Натург*. 1854, стр. 159.

[660]

Что касается анатомии и физиологии, см. посмертную работу К. Сакса " *Untersuchungen am Zitteraal"*под редакцией Э. Дюбуа-Реймона (Лейпциг, 1881).

[661]

Иллюстрированный отчет об основных типах глоточных зубов см. Heckel, *Russegger's Reisen*, i. p. 1001, pl. i. (1843). Об их вариациях у некоторых европейских видов см. Heincke, *Leuckart Festschrift*, стр. 85 (1892).

[662]

Ср. Бодло, *анн. наук*. (5), vii. 1867, стр. 339, и Лейдиг, "Унтеры. Anat. u. Histol. d. Thiere" (1885).

[663]

Ср. Нолл, *Зоол. Гарт*. 1869, с. 257 и 1877, с. 351; Олт, *Zeitschr. висс. Zool*. lv. 1893, стр. 543; Куэно, *Булл. Соч. Зоол. Франция*, 1898, с. 53.

[664]

Буленджер, *Энн. и Мэг. Физ. История*. (7), viii. 1901, стр. 186.

[665]

Ватасе, *Журнал. Сборник научных трудов Японии*, i. 1887, с. 247.

[666]

Об анатомии карповых, см. Sagemehl, *Morphol. Jahrb*. xvii. 1891, с. 489.

[667]

Cf. Boulenger, "Poissons du Bassin du Congo," p. 238 (1901).

[668]

При *экзостоме* этих костей всего две, и они настолько удлинены, что напоминают состояние, характерное для педикуляций.

[669]

Процесс. Канада. Inst. (2) ii. 1884, стр. 376.

[670]

Ср. Бридж и Хэддон, *Фил. Пер. R. Soc*. clxxxiv. 1893, стр. 65.

[671]

Весьма примечательно отсутствие этих рыб в Соединенных Штатах к западу от Скалистых гор. *Amiurus nebulosus* был завезен около 1877 года в некоторые районы Калифорнии, где, как говорят, сейчас его чрезмерно много.

[672]

Ср. Серенсен, *C. R. Ac. Sci*. lxxxviii. 1879, стр. 1042, и "Лидоргане хос Фиске" (Копенгаген, 1884); Бридж и Хэддон, *P.R.S.* lv. 1894, стр. 439.

[673]

Ср. Хэнкок, *Зоол. Журнал*. iv. 1829, стр. 242.

[674]

Cf. G. Fritsch, "Die Elektrischen Fische, I. *Malopterurus*" (Leipzig, 1887); E. Ballowitz, "Das elektrische Organ des Afrikanischen Zitterwelses" (Jena, 1899).

[675]

Ср. Эйклшаймер, *Амер. Нац.*. 1901, стр. 911.

[676]

Зоол. Журнал. iv. 1829, стр. 245.

[677]

P.Z.S. 1836, стр. 330.

[678]

Бык. Соц. Зоол. Франция, 1880, стр. 288.

[679]

Зоол. Forsch. Австралия. т. ii. 1895, стр. 273. См. также Вайман, *амер. Журнал науки*. (2) xxvii. 1859, стр. 12; Хензель, *арх. ф. Нат*. 1870, стр. 70; Тернер, *Дж. и Физиология*. i. 1867, стр. 78.

[680]

Ср. Х. В. Ихеринг, *биолог. Centralbl*. viii. 1888, с. 298.

[681]

Ср. Boulenger, *P.Z.S.* 1891, стр. 148.

[682]

Ср. День, *Рыба. Ind*. 1878, стр. 456.

[683]

Ср. Boulenger, *P.Z.S.* 1897, стр. 901 и 920; Jobert, *Arch. de Parasitol*. i. 1898, стр. 493.

[684]

Виденск. Меддель. (Копенгаген), 1858, стр. 79.

[685]

Монография об этих рыбах, написанная мистером К. Т. Риганом, вскоре появится в *Трудах Зоологического общества*.

[686]

Cf. Moritz Wagner, *Abh. Akad. Мюнх*. x. 1866, стр. 101, и Уимпер, *Трав. Анды Эквадора*, 1892, с. 251.

[687]

Ср. Вайман, *амер. Журнал науки*. (2) xxvii. 1859, стр. 9, и Vaillant, *C. R. Ac. Sci*. cxxvi. 1898, стр. 544.

[688]

Ср. Тейлор, *Эдинб. Журнал науки*. v. 1831, стр. 33; Хиртл, *Denkschr. Ак. Вена*, xiv. 1858, стр. 39. По остеологии, *ср.*. Джилл, *Прок. Нац. США. Mus*. xiii. 1890, стр. 299.

[689]

Cf. L. Jacoby, *Zeitschr. Гэс. Naturw*. 1867, стр. 257.

[690]

Биология угря охватывает огромный объем литературы. Следует ознакомиться со следующими общими недавними отчетами: —L. Якоби, *Die Aalfrage* (Берлин, 1880), переведено в *издательстве US Fish Comm*. 1882, стр. 463; Х. К. Уильямсон, *издательство. Ловите рыбу. Садитесь на шотландский стол*. xiii. 3, 1895, с. 192; Г. Б. Грасси, *Proc. R. Soc*. lx. 1896, стр. 260, и *Пн. Зоол. Итал*. viii. 1897, с. 233; К. Х. Эйгенманн, *Пер. Амер. Micr. Soc*. xxiv. 1902, стр. 5. Для краткого изложения наших знаний о личиночных формах европейских видов, *ср.*. Дж. Т. Каннингем, *журнал. Март. Биологический анализ*. (2) iii. 1895, стр. 278.

[691]

Образуя с основаниями нейропофизов крестообразное расположение, которое было описано у Щуки, а также у *Амии*.

[692]

Cf. Raffaele, *Mitth. Зоол. Статистика. Neap*. ix. 1889, стр. 179; Люткен, "Атлантическая сполия", ii. 1892; Гуд и Бин, "Океан. Ихтиол". стр. 70 (1895).

[693]

K. spekii был описан как родом из Центральной Африки, но единственные известные образцы были получены Спиком в Узарамо, районе на побережье Германской Восточной Африки, к югу от Занзибара.

[694]

Самый свежий отчет о карподонтах, содержащий много информации о повадках, развитии и анатомии, написан С. Гарманом, *Мет. Муз. Сост. Зоол.*. XIX. № 1, 1895.

[695]

Об истории и повадках слепых рыб Мамонтовой пещеры, *ср.*. Патнэм, *Амер. Нац.*. 1872, стр. 6, и *Прок. Бостонский журнал*. xvii. 1875, стр. 222. Недавний отчет о глазах Amblyopsidae, *см.*. Статья К. Х. Эйгенмана в *Arch. f. Entwickelungsmech*. viii. 1899, стр. 545, к которому прилагается полный библиографический указатель по теме.

[696]

Вайян был склонен придерживаться другой точки зрения, но со значительной неуверенностью из-за своей неспособности на самом деле отследить открытый воздуховод. Я полагаю, что Гюнтер прав в этом вопросе, а также в его рассказе о подвешивании грудной дуги у *Нотаканта*, который я смог подтвердить. Кроме того, мистер У. С. Раунтри, обладающий большим опытом в этих вопросах, любезно исследовал по моей просьбе хорошо сохранившийся экземпляр *Halosauropsis macrochir*и сообщил мне, что "воздушный пузырь переходит спереди в сужающуюся полосу ткани, которая заканчивается нитевидной связкой, прикрепленной к желудку у его заднего конца и по средней линии спины, а не к пищеводу; следов открытого сообщения обнаружить не удалось".

[697]

Фауна и. Флора d. Гольф. против Неаполя. ii. 1880.

[698]

Кварту. Journ. Micr. Sci. xlv. 1902, стр. 503.

[699]

Ann. Sci. Nat. (8), xiv. 1902, стр. 197.

[700]

Ann. Mag. Нат. История. (7) x. 1902, с. 147.

[701]

Э. К. Старкс в важной статье "Плечевой пояс и характерная остеология гемибранхиальных рыб" (*Proc. Nat. Mus*. xxv. 1902, стр. 619), показал, что так называемая инфраключица колюшек и их союзников не существует как отдельный элемент. Соответственно, определение катостеоми в том виде, в каком я его первоначально составил, пришлось изменить.

[702]

Протокол. Nat. США. Mus. xxvi. 1903, стр. 915.

[703]

О привычках гнездования, *ср.*. Coste, *Воспоминания. Академия наук. Париж*, x. 1848, стр. 575, Pl.; Уорингтон, *Энн. Маг. Нац. История*. (2) x. 1852, стр. 276; Принц, *Анна. Маг. Нац. Хист*. (5) xvi. 1885, p. 487, Pl. xiv. На вращающемся органе: Мебиус, *Арх. Mikr. Anat*. xxv. 1886, p. 554, Pl. xxii.

[704]

Доктор Соваж описал *Texanus Gastrosteus*, но местоположение, вероятно, указано неверно, поскольку в недавних американских работах не упоминается о появлении колюшек в Техасе.

[705]

*Протаулопсис*из Монте-Болька, как мне кажется, принадлежит к семейству Scombresocidae. Передние позвонки одинакового размера; присутствуют длинные тонкие ребра, тело покрыто чешуей, а так называемые подключицы отсутствуют. Трибуна настолько раздавлена, что невозможно составить никакого мнения относительно ее структуры.

[706]

Суиннертон (*Quart. J. Micr. Sci*. xlv. 1902, стр. 554) указал, что череп скомбрезоцезов принадлежит к тому, что он называет акрартетным типом (*т.е.*, при котором прикрепление

небного хряща или его производных ограничено перерешеточным роговицем), в то время как другие исследованные им персезоцезы, а также карподонты являются дизартетными (прикрепление находится в паретмовидной и перерешеточной областях). решетчатый рог); но этот признак настолько нечетко определен у некоторых взрослых карподонтов, что я испытываю некоторую неуверенность в использовании этого признака в систематических целях при нынешнем состоянии наших знаний.

[707]

Kükenthal, *Abh. Сенк. Ges*. xxii. 1896, p. 9; Möbius, *Zeitschr. висс. Зоол*. XXX. Дополнение. 1878, стр. 343, и *Свод. Физиология*. (Лейпциг), 1889, с. 348; Джордан и Эверманн, *Фиш. Н. Амер*. стр. 730.

[708]

Обзор этих рыб был недавно опубликован К. Т. Риганом в *журнале Ann. Mag. Nat. История*. (7) x. 1902, с. 115.

[709]

Рец. Австралия. Mus. iv. 1901, стр. 40. Ср. также С. Гарман, *Булла. Труд. Унив. Айова*, iv. 1896, стр. 81.

[710]

Ann. Mag. Hat. История. (7), x. 1902, с. 295.

[711]

Там же. (7), xi. 1903, стр. 460.

[712]

У очень аберрантного хека (*Merluccius*) ребра отсутствуют на позвонках, несущих сильно расширенные пластинчатые парапофизы.

[713]

Увеличенное количество грудных крыловидных костей было рассмотрено Sagemehl (*Morphol. Jahrb*. x. 1885, стр. 17) как указывающий на обобщение, и был большим камнем преткновения в его обсуждении сходства *Gymnotus* с другими Ostariophysi, и особенно с Characinidae. Тот факт, что один и тот же признак повторяется в трех таких различных семействах, как Gymnotidae, Anguillidae и Muraenolepididae, и встречается у родов, которые во всех других отношениях более специализированы, чем их соседи, во многом доказывает, что Сагемель ошибался в своей интерпретации этого признака.

[714]

Экспедиция в Сибогу, Введение. 1902, с. 108.

[715]

Poissons venimeux (Paris, 1889), p. 169.

[716]

Последние сведения об анатомии, эмбриологии и этологии см. в C. H. Eigenmann, *Bull. US Fish Comm. за* 1892 г., стр. 381, и *Арх. Entwickelungsmech*. iv. 1896, p. 125.

[717]

Недавно на большом количестве экземпляров было установлено, что у африканских видов только самка выполняет обязанности буккального кормления.

[718]

Ср. Монографию Ж. Пеллегрина (Париж, 1904).

[719]

Gerbe, *Rev. et Mag. de Zool*. xvi. 1864, p. 255.

[720]

Зоол. Garten, 1867, p. 148. См. также Verrill, *амер. Журнал науки*. (4) iii. 1897, с. 136.

[721]

Просвещает. У представителей этого рода большинство эпиплевральных мышц прекаудальной области расположены на ребрах, но задние находятся в центре.

[722]

Cf. Geoffroy, *Ann. du Mus*. ix. 1807, p. 473; F. J. F. Meyen, *Reise um die Erde*, i. p. 56 (1834).

[723]

Для подробного описания этих рыб и *Ксифиас* см. Brown Goode, *Proc. Mus США*. iv. 1881, стр. 415, и *Rep. US Fish Comm. f. 1880*, 1883, стр. 289.

[724]

Монографии Люнеля, *Mém. Soc. Phys. Genève*, xviii. 1865, стр. 165, и Люткена, *Spolia Atlantica*, i. 1880, стр. 491.

[725]

Troschel, *Sitzb. Ver. Пройсс. Рейнль*. xx. 1863, стр. 51 (*Брама райи* и *Б. лонгипиннис*).

[726]

Cf. Thilo, *Zool. Anz*. 1902, стр. 305.

[727]

Cf. Boulenger, *Ann. Mag. Нат. История*. (7), 1902, стр. 295, и *C. R. Ac. Sci*. cxxxvii. 1903, стр. 523.

[728]

Ср. Стинструп, *Вид. Сельск. Skr*. 1863, p. 253, *Ann. Mag. Нат. История*. xv. 1865, стр. 361, и *За кадром. Сельск. Скр*. 1876, с. 174; Мальм, *Свенск. Ветеринар. Ак. Handl*. vii. 1868, № 4, стр. 28; А. Агассис, *П. Амер. Ас*. xiv. 1878, стр. 1; Эмери, *Митт. Зоол. Статистика. Neap*. iv. 1883, стр. 413; Facciola, *Натуральный. Сицилия*. iv. 1885, стр. 261, и vi. 1887, стр. 74; Эренбаум, *Висс. Охотники за мерами*. (2), ii. 1897, стр. 255; Нисикава, *Аннотация. Зоол. Япония*, 1897, стр. 73.

[729]

О морфологии и классификации см. Traquair, *Tr. Linn. Soc*. xxv. 1865, стр. 263; Джордан и Госс, *представитель Рыбного общества США. f. 1886* (1889); Кайл, *представитель. Рыба. Доска Шотландии*, 1900, стр. 335. Также монографии "О камбале" Дж. Т. Каннингема (Плимут, 1890, 4to) и "О камбале" Коула и Джонстона, "*Воспоминания Ливерпульской королевской академии наук"*, viii. 1901.

[730]

О способах размножения и яйцах см. Ф. де Филиппи, "Воспоминания С. свилуппо дель Гиоццо" (*Ann. Медицинский университет. Milano*, 1841); Holt, *Ann. Mag. Нат. История*. (6); vi. 1890, стр. 34; Петерсен, *Вид. Меддель*. 1891, с. 243; Гитель, *Энн. Маг. Нац. История*. (6) viii. 1891, стр. 407 и *Свод. Зоол. Expér*. (2), x. 1892, стр. 499, и (3) iii. 1895, стр. 263.

[731]

Ср. У. Э. Риттер, *Булл. Муз. Гарвард*, xxiv. 1893, стр. 51.

[732]

За хорошую иллюстрацию из жизни *Periophthalmus koelreuteri* и описание его повадок, ср. С. Дж. Хиксона, *натуралиста с Северного Целебеса* (Лондон, 1889).

[733]

О теориях формирования диска см. R. Storms, *Ann. Mag. Nat. История*. (6), ii. 1888, стр. 67.

[734]

Ср. Холмвуд, *Труды. Зоол. Соч.*. 1884, с. 411.

[735]

Этот признак имеет одно исключение, которое можно найти у *Comephorus*, деградировавшей формы, в остальном тесно связанной с *Cottocomephorus*, скелет которой типичен для современного подразделения.

[736]

Ann. Mag. Нат. История. (6), x. 1892, стр. 212; и *Зоол. Исследователь подборок*, 1901, стр. 41.

[737]

Ср. Боттара, *Poissons Venimeux* (Париж, 1889, 8vo) и Мари Сакки, *Atti Soc. Август*. vi. 1895, стр. 89.

[738]

Ср. Дыбовский, *Верх. зоол.-бот. Гэс. Вена*, xxiii. 1873, стр. 475, и *Зоол. Centralbl*. viii. 1901, с. 475; Зограф, *Библия. зоол. Конгр. Берлин*, № 8 (1901), стр. 9.

[739]

Анатомия и внешние признаки этих рыб были полностью описаны в монографии С. Гармана, *Мет. Mus. Сост. Зоол*. xiv. № 2, 1892.

[740]

Мозли, *Отмечает Природу. Претендент*, 2-е издание, стр. 495.

[741]

Ann. Mag. Нат. История. (7) viii. 1901, стр. 261.

[742]

Указ. соч.. xi. 1903, стр. 460.

[743]

Ср. Оллман, *Энн. Мэг. Нац. Hist*. vi. 1841, p. 161; Schmidt, *Nord. Med. Ark*. vi. No. 2, 1875; Gressin, *Contribution à l'étude de l'appareil à venin chez les Poissons du genre Vive* (Paris, 1884, 8vo); W. N. Parker, *P.Z.S.* 1888, p. 359; Phisalix, *Bull. Mus. Париж*, 1899, стр. 256.

[744]

На самом деле это второй вид, первый полностью исчез, как у некоторых Gobiesocidae.

[745]

P.Z.S. 1898, стр. 281.

[746]

Позвоночный столб в этом семействе показывает, что у *Callionymus* был утрачен первый сегмент, как можно было бы заключить из того факта, что у этого рода первое ребро находится на втором позвонке, а не на третьем, как обычно у костистых. У Gobiesocidae, как и у *Callionymus*, есть три затылочных мыщелка на прямой поперечной линии, внешний, образованный экзокципиталами, неизменно сочленяется со вторым позвонком.

[747]

Которые были описаны Гюнтером и Гительелем как ребра.

[748]

О повадках и анатомии французского вида, ср. Guitel, *Arch. Зоол. Expér*. (2) vi. 1888, стр. 423.

[749]

Арх. Зоол. Expér. (3) i. 1893, стр. 325.

[750]

То, что было описано как ребро первого позвонка, представляет собой окостеневшую связку, вероятно, гомологичную первой эпиплевральной, которая простирается от ключицы до нервной дуги первого позвонка (*лопаточно-затылочная связка* Зибенрока).

[751]

О способах размножения и развитии этой рыбы см. J. A. Ryder, *Bull. US Fish Comm*. vi. 1886, стр. 4, и *Proc. Акад. Филад*. 1890, с. 407.

[752]

Cf. Günther, *Trans. Зоол. Соч.*. vi. 1869, стр. 437.

[753]

Ср. К. У. Грин, *Журнал. из Морфола*. xv. 1899, стр. 667.

[754]

На самом деле, в некоторых случаях трудно решить, следует ли относить род к Gadidae или к Zoarcidae.

[755]

Ср. Poey, *Мем. Куба*, ii. стр. 96 (1860).

[756]

Об общем строении, анатомии и метаморфозах см. Л. Пауэлл, *T. H. Зил. Inst*. ii. 1878, стр. 269; Эмери, *Атти Эйс. Lincei*, iii. 1879, p. 390; Lütken, *Vid. Меддель*. 1881, стр. 190, и *за кадром. Vid. Сельск. Skr*. 1882, Дополнение, стр. 21; Коллетт, *Для печати. Сельск. Христос*. 1883, № 16; Т. Дж. Паркер, *Tr. Z. S*. xii. 1886, стр. 5; Смитт, *Биг. Фёрен. Ферх*. i. 1889, стр. 17; А. Мик, *студ. муз. Унив. Колл. Данди*, 1890, № vi.; Ф. Мазза, *Int. Monatschr. Anat*. xviii. 1901, с. 129.

[757]

Ср. А. Агассис, *амер. Журнал науки*. (3), iii. 1872, стр. 154; Дж. М. Джонс, *Природа*, xix. 1879, стр. 363; Вайлан, *C. R. Soc. Биология*. (8), iv. 1887, стр. 732.

[758]

Анн. Наука. Нац. Зоол. (3), xiv. 1850, стр. 105, и *C. R. Ac. Sci*. lxxiv. 1872, стр. 1527.

[759]

Указ.Соч. Зоол. Соч.. 1902, ii. стр. 284.

[760]

Ср. Pellegrin, *Poissons Vénéneux* (Париж, 1900, 8 томов), в котором содержится очень полное *резюме* того, что известно о токсических свойствах различных плектогнатов.

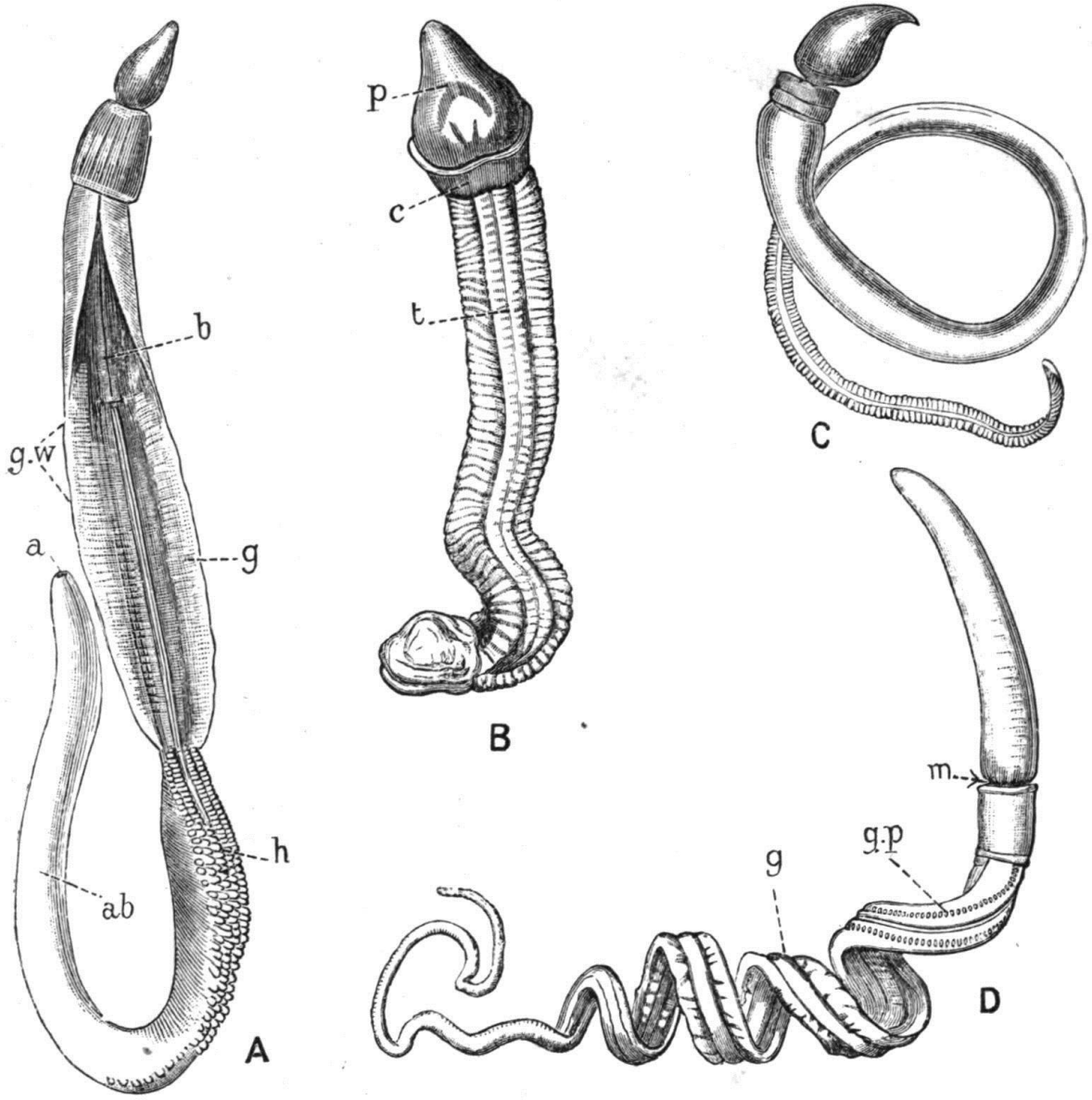
[761]

Sitzb. Akad. Берл. 1889, с. 999.

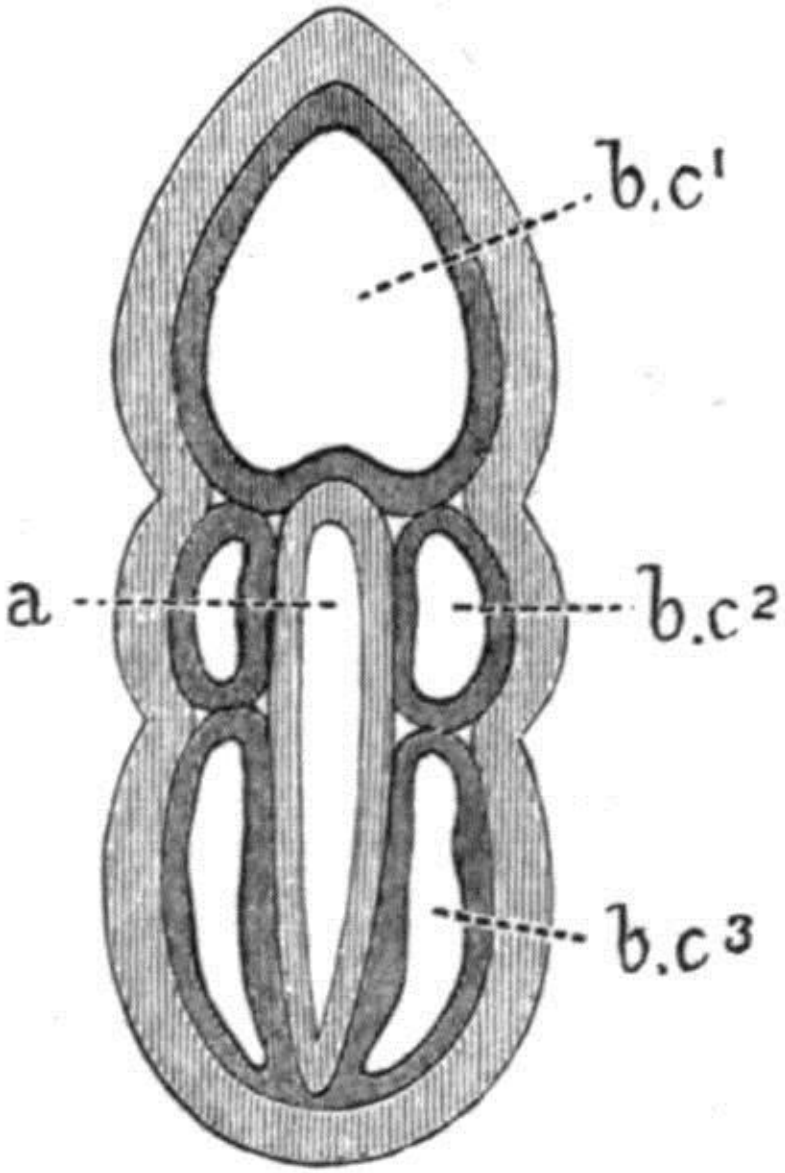
[762]

Cf. Thilo, *Anat. Anz*. xvi. 1899, стр. 73.

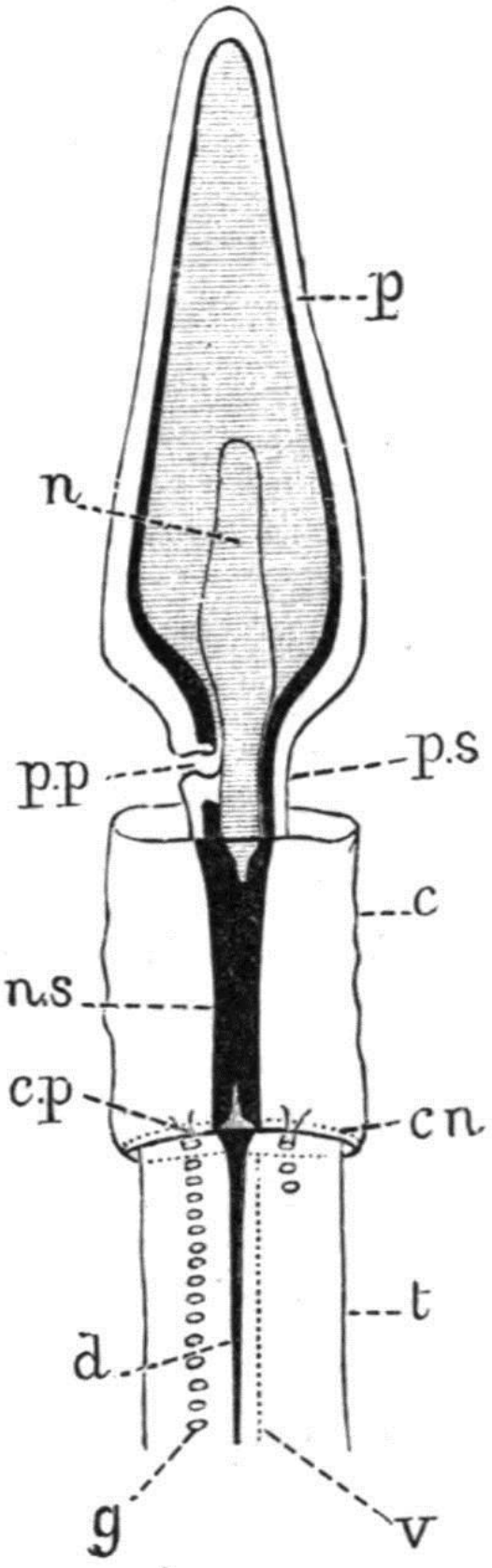
back



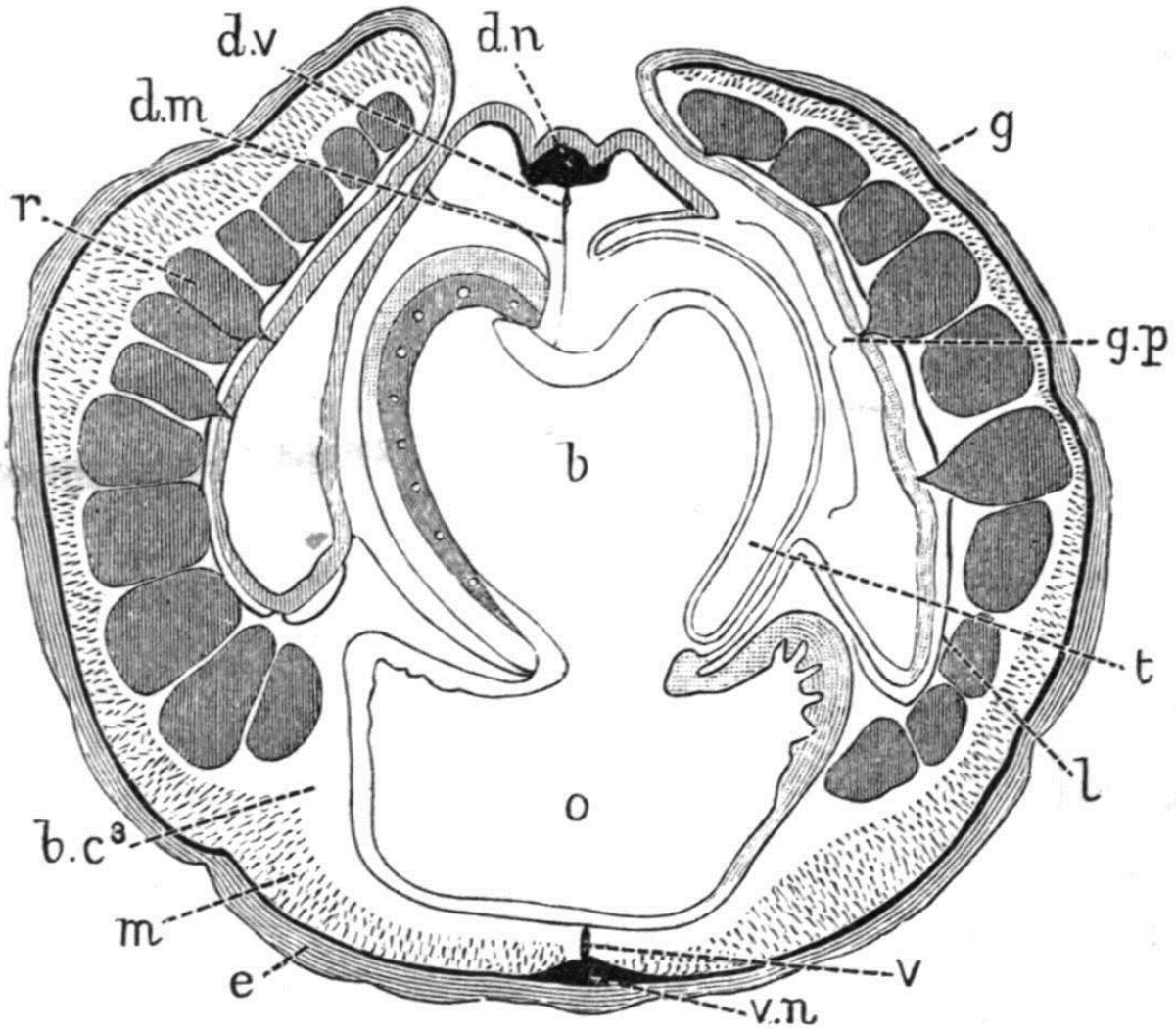
back



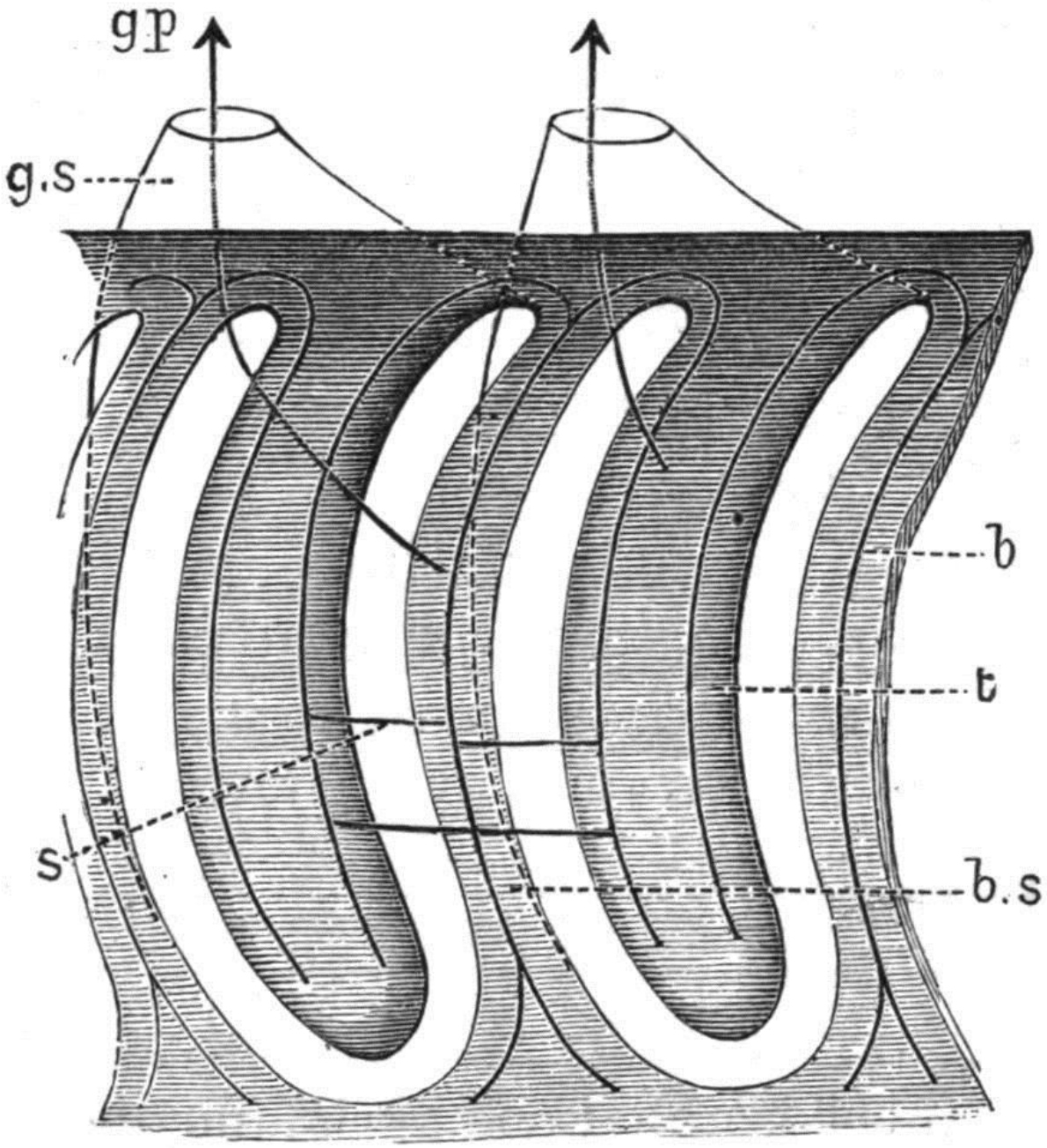
back



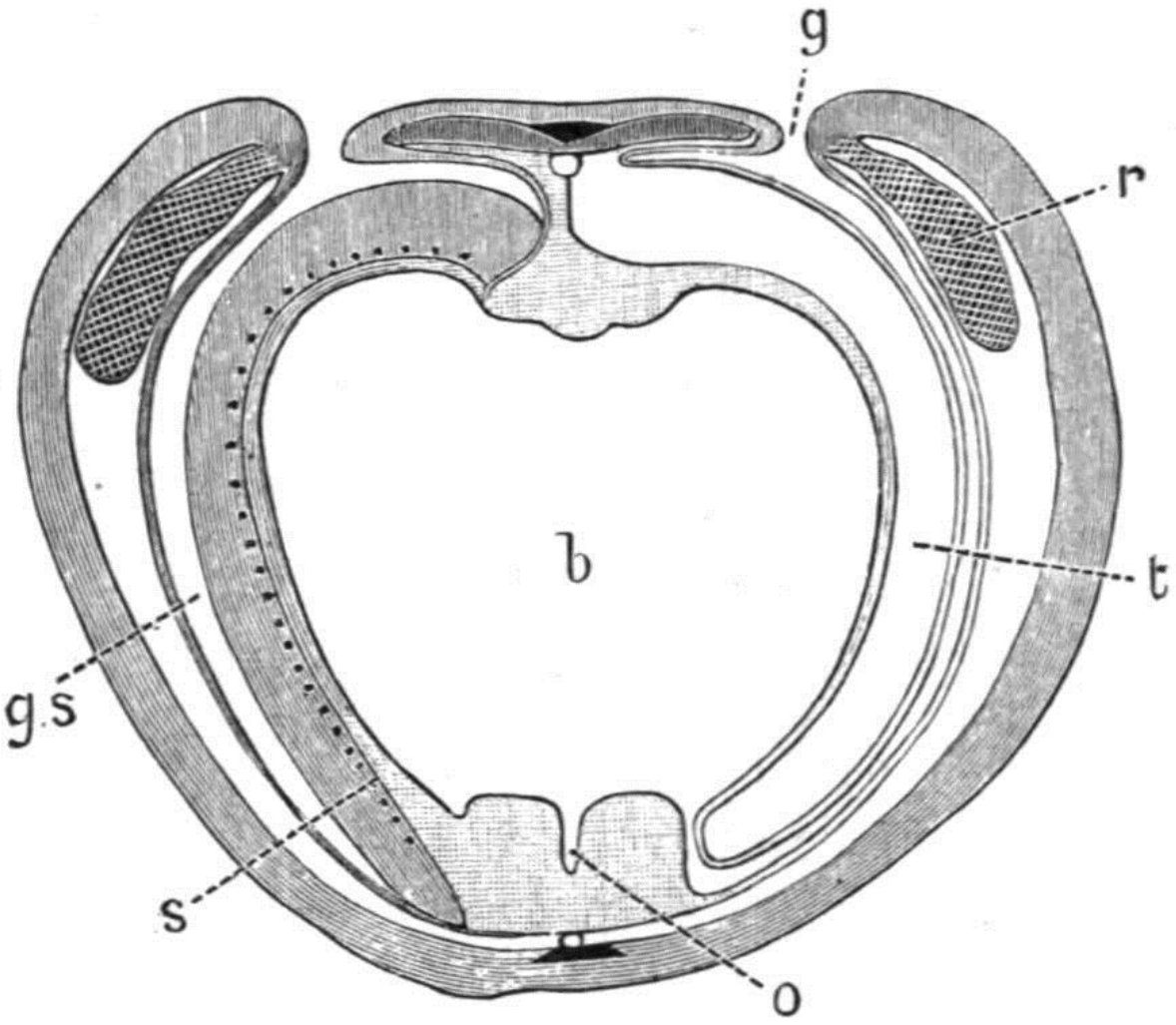
back



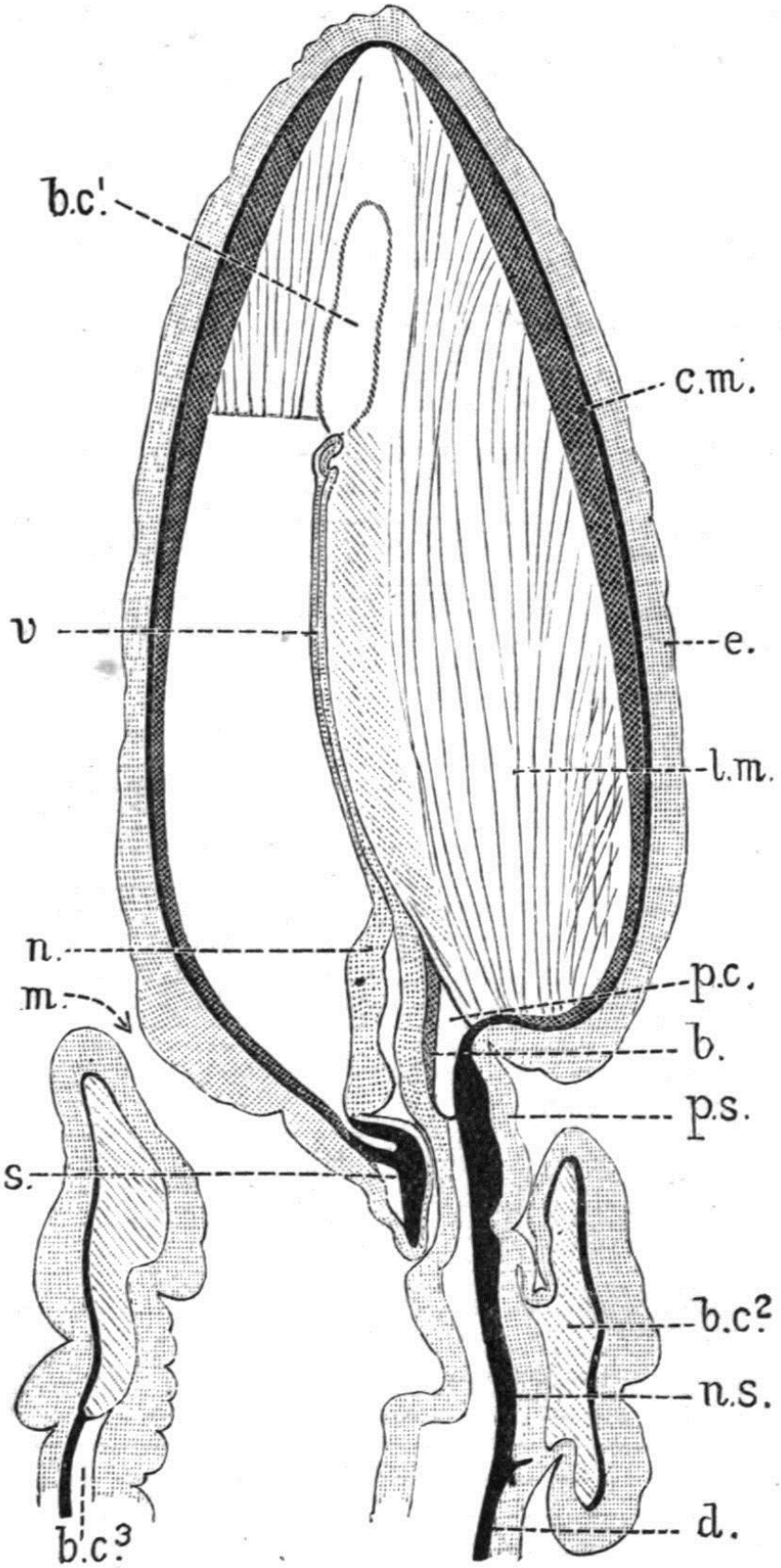
back



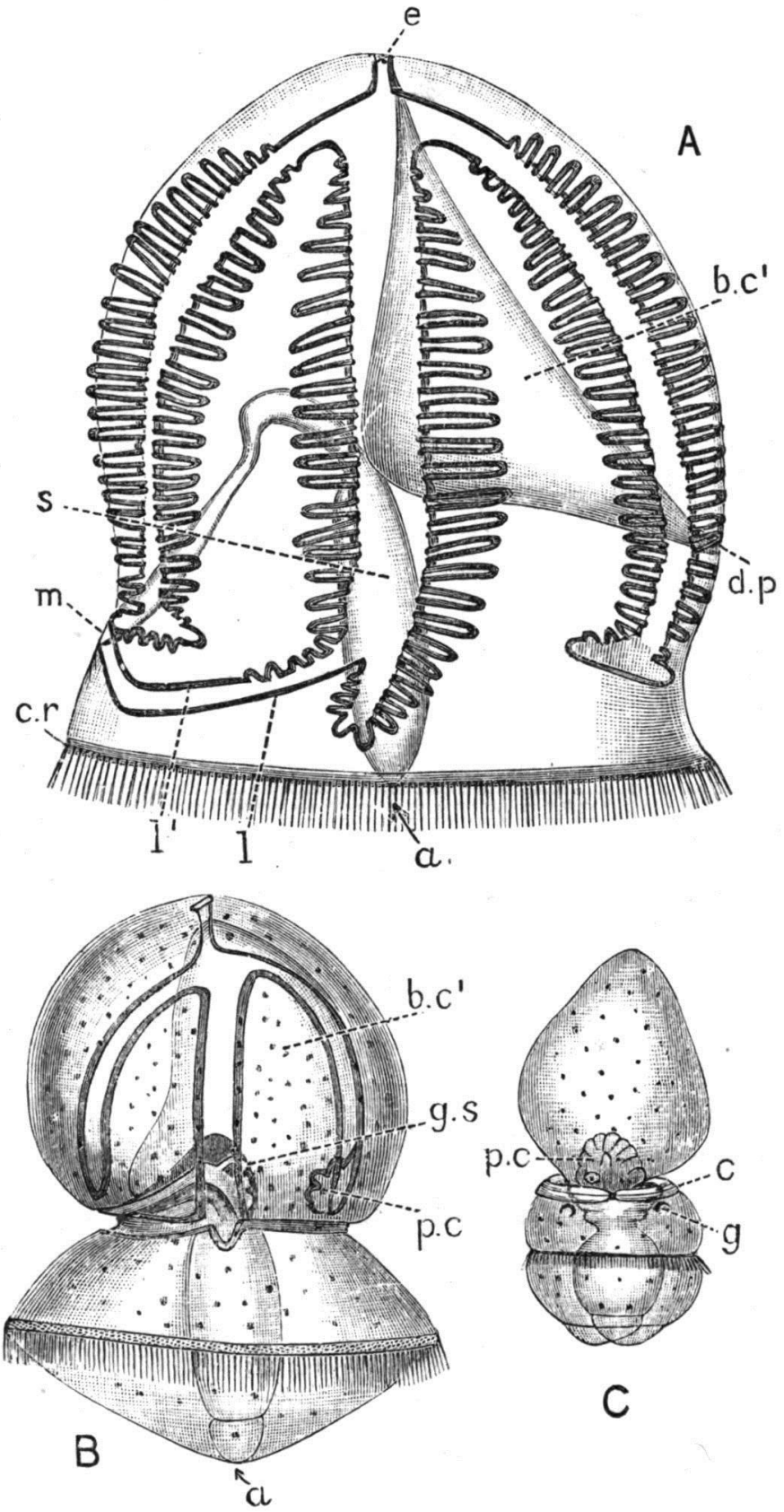
back



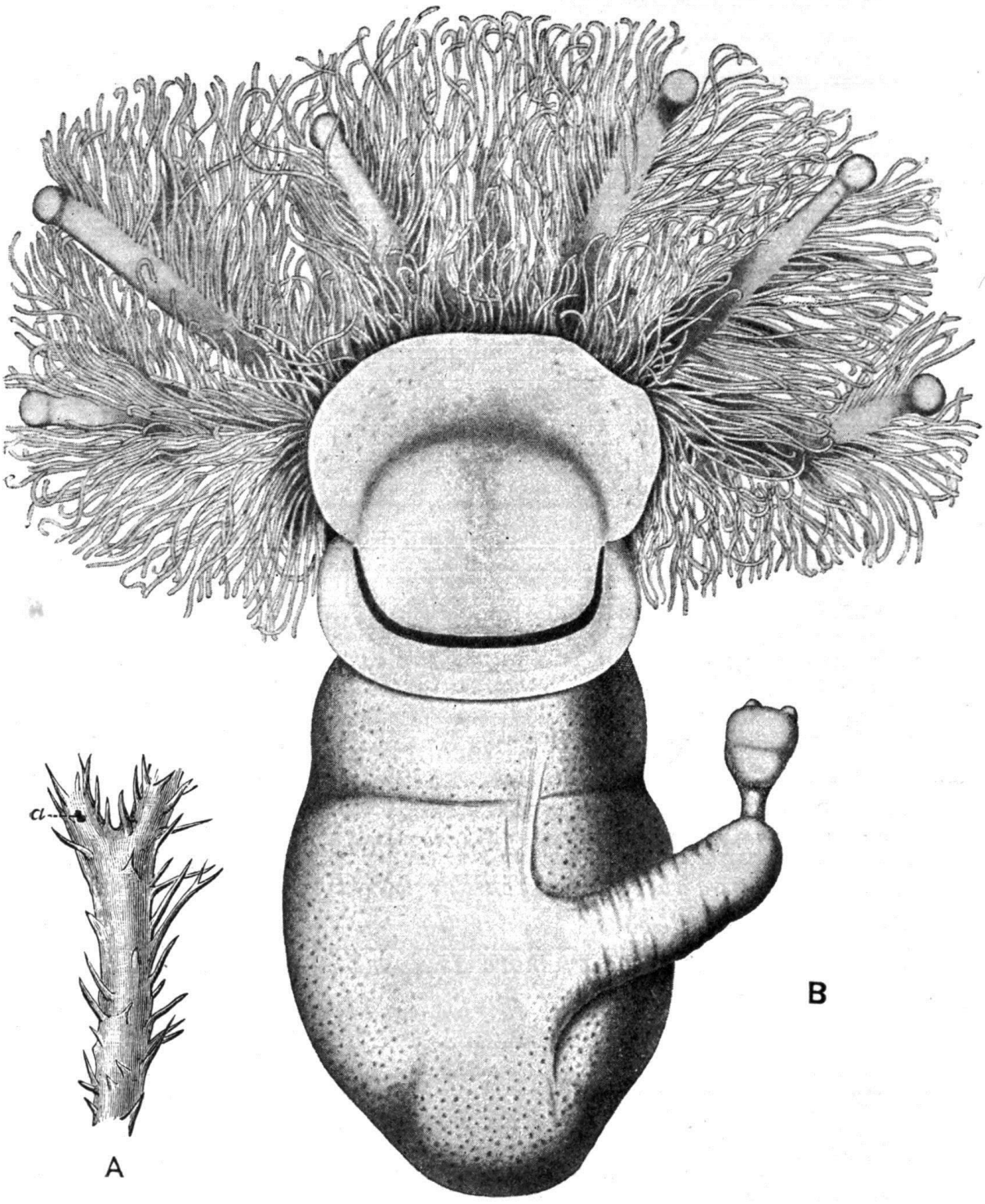
back



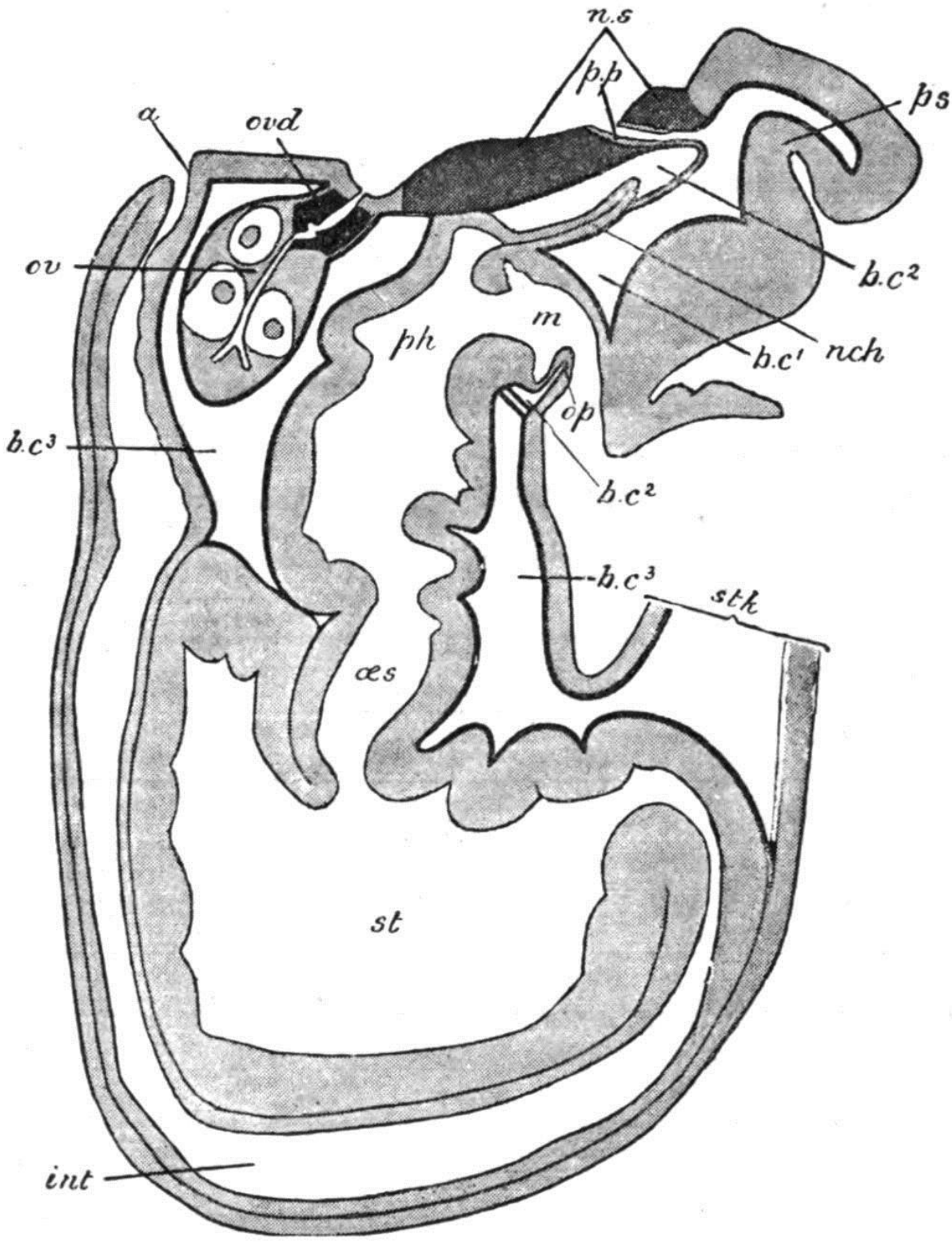
back



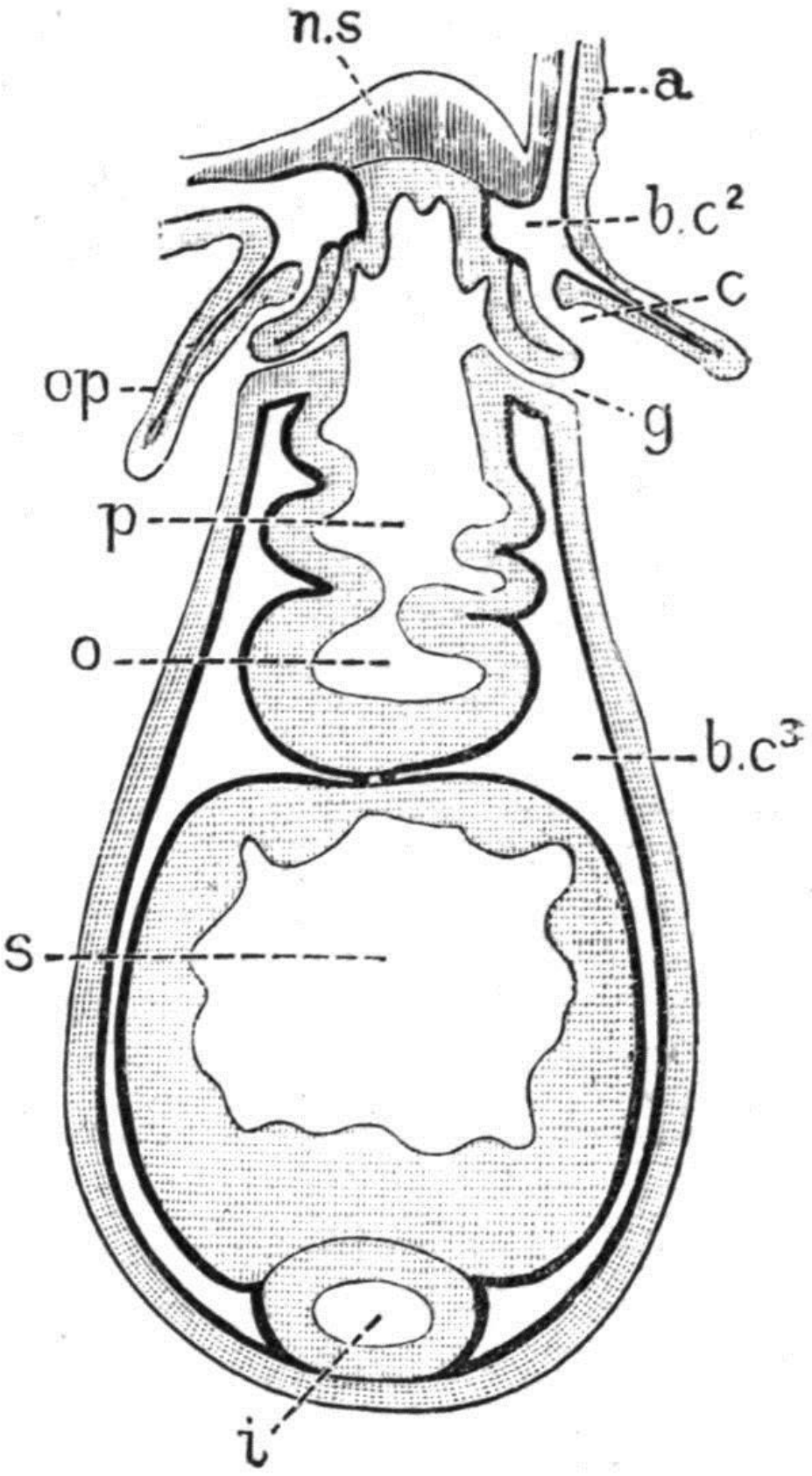
back



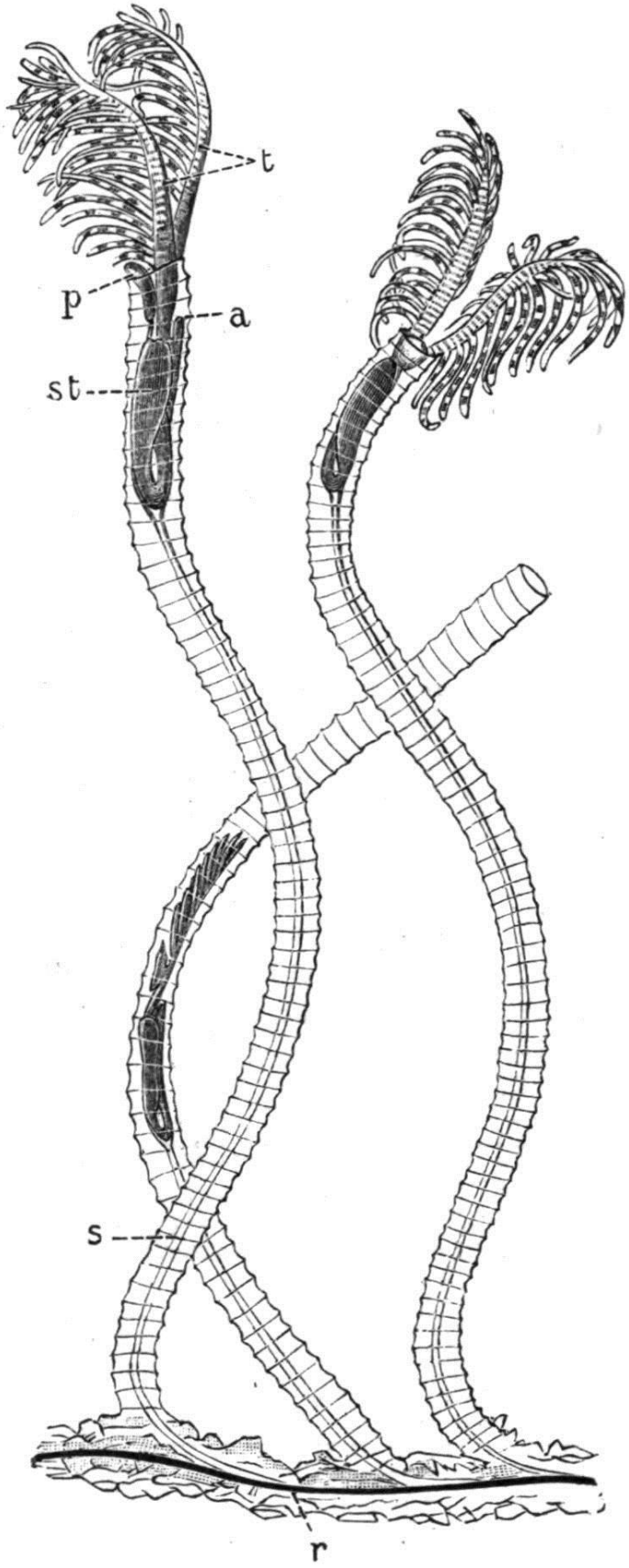
back



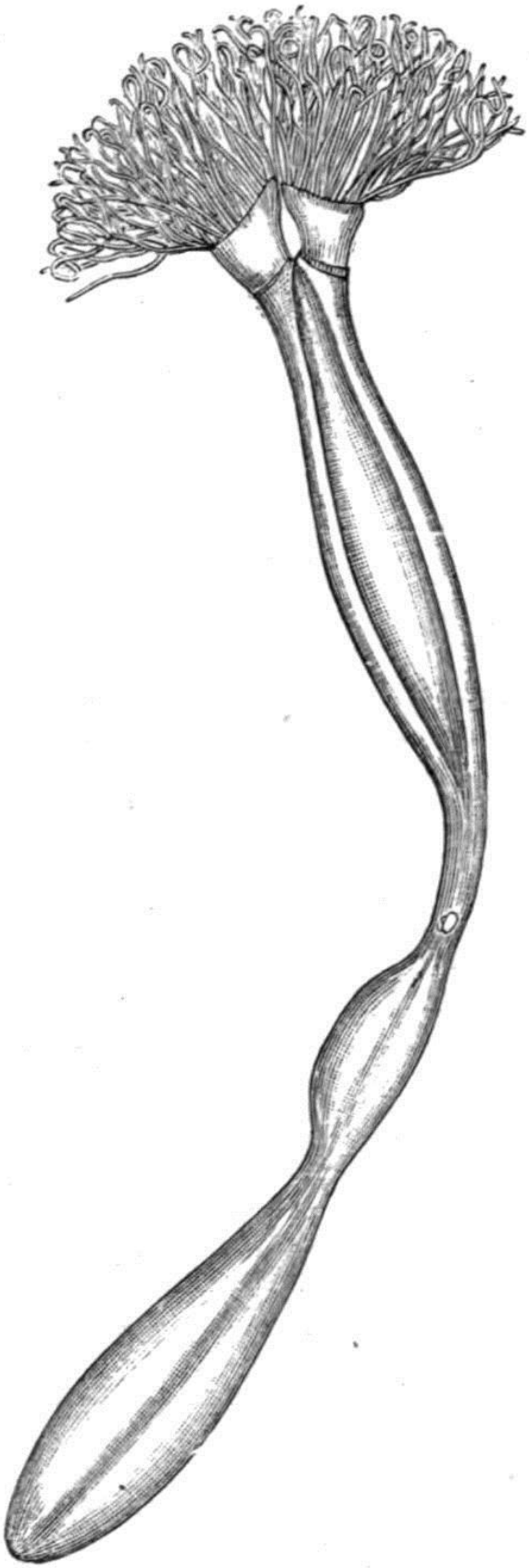
back



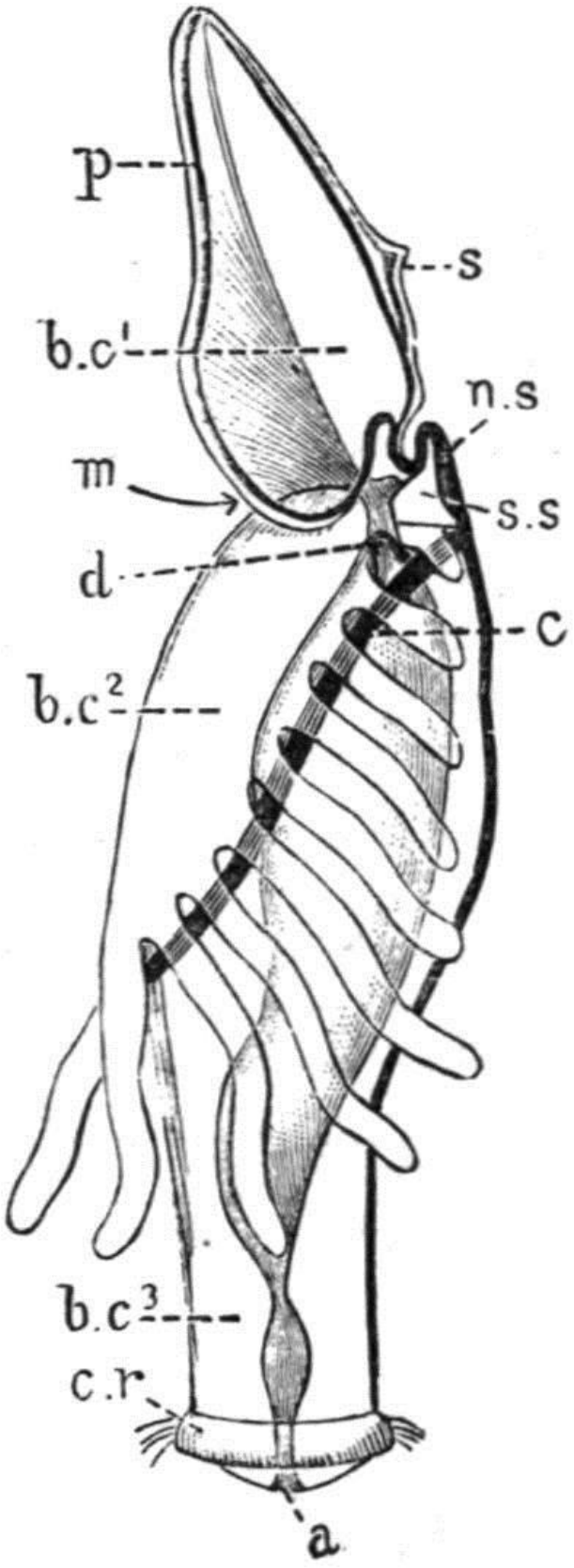
back



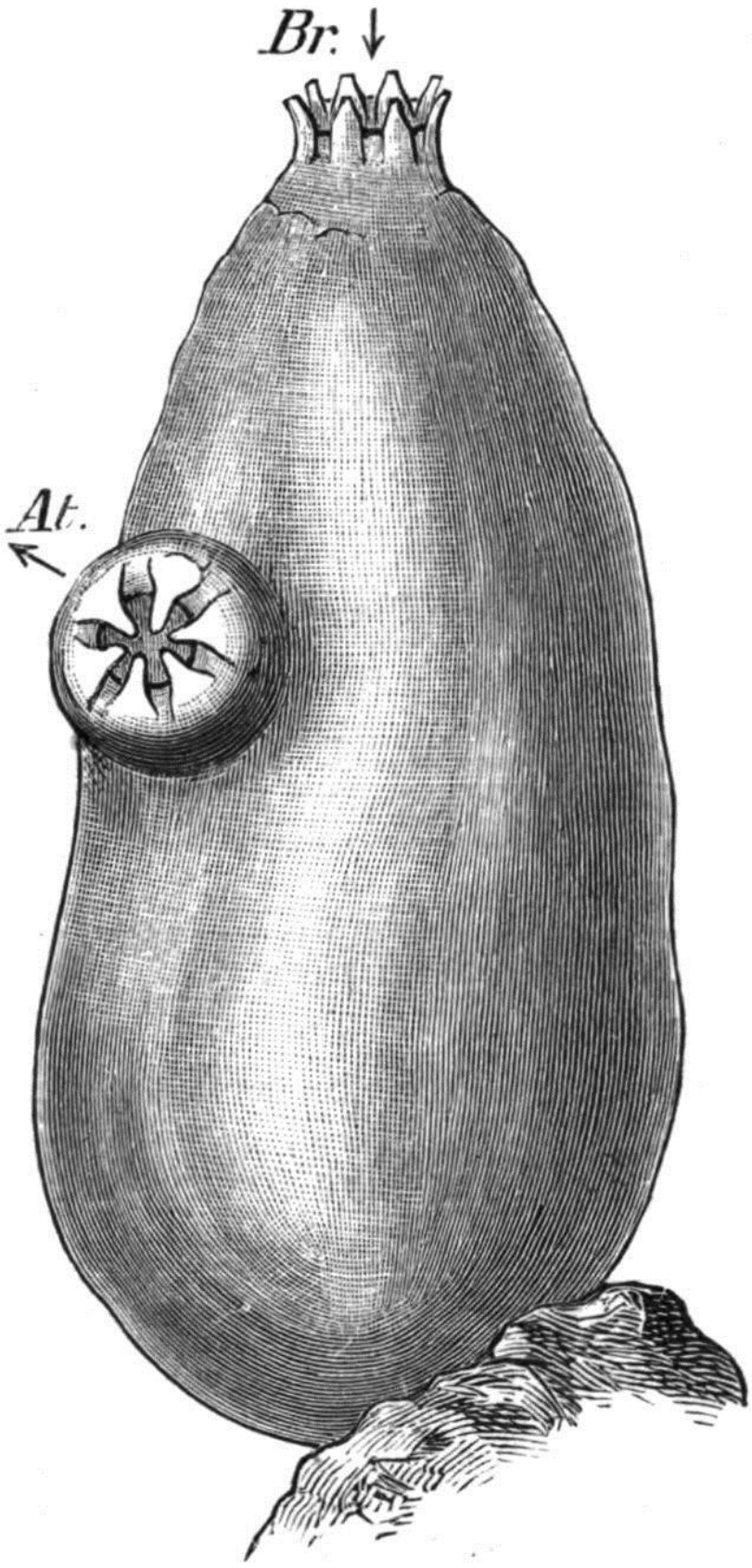
back



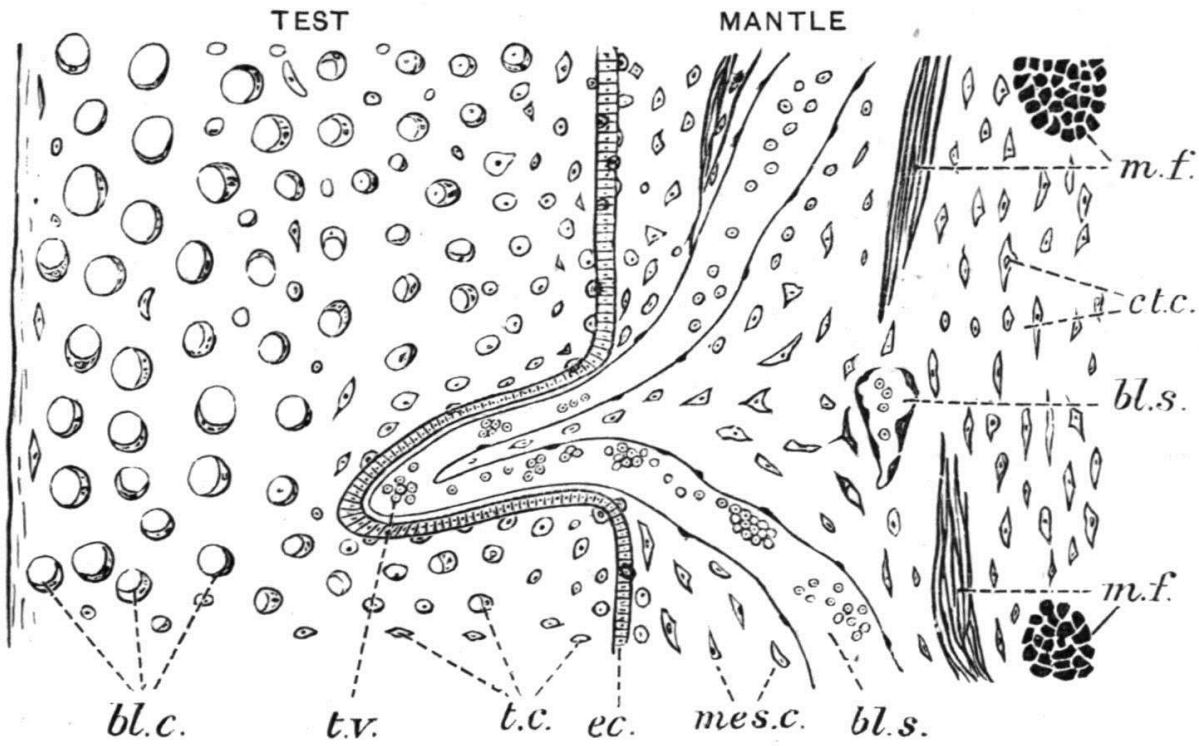
back



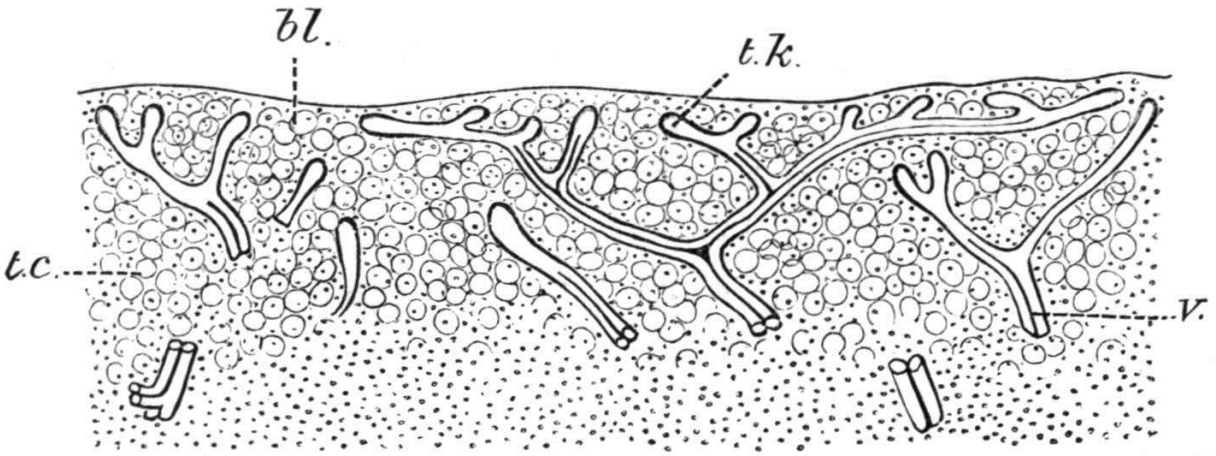
back



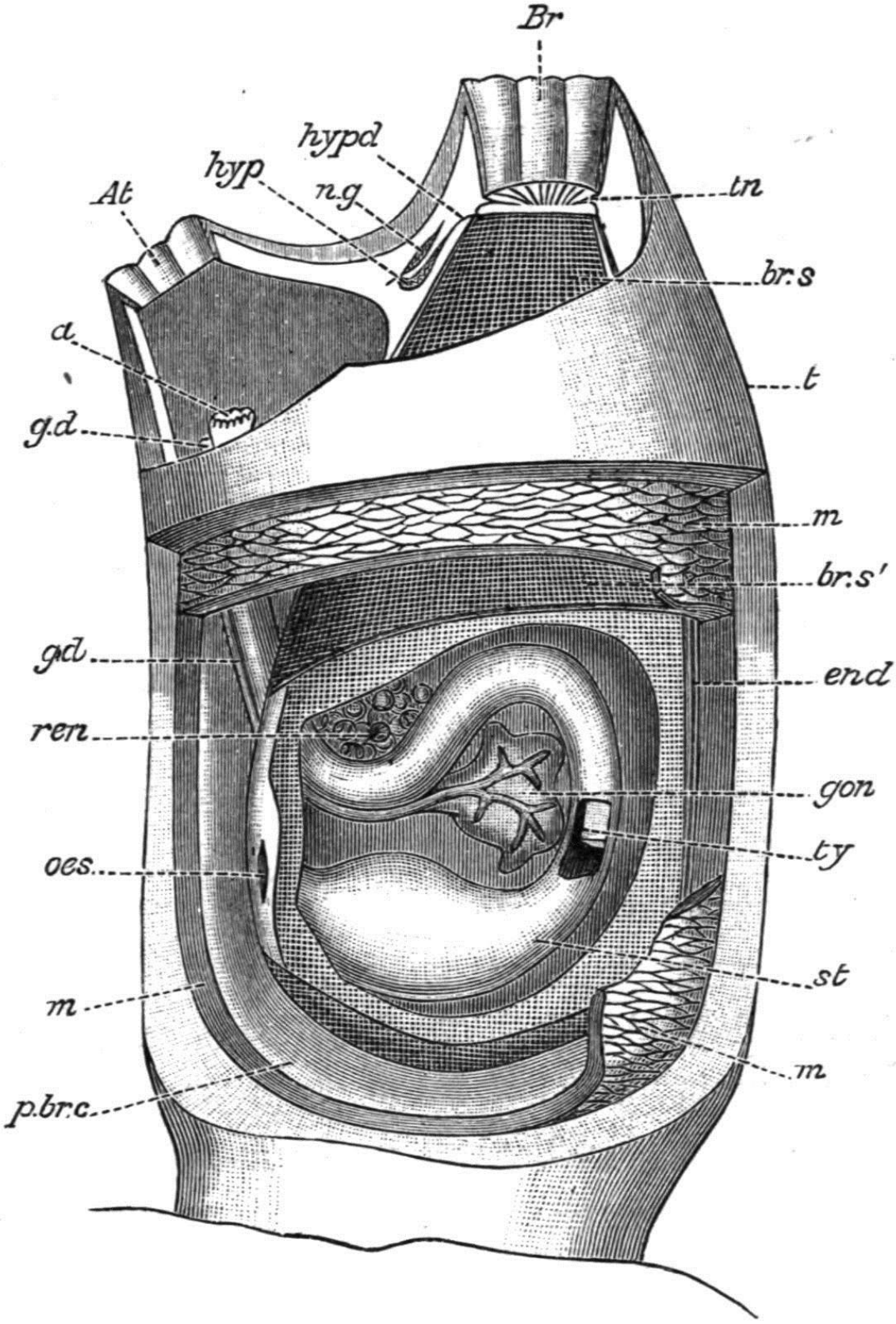
back



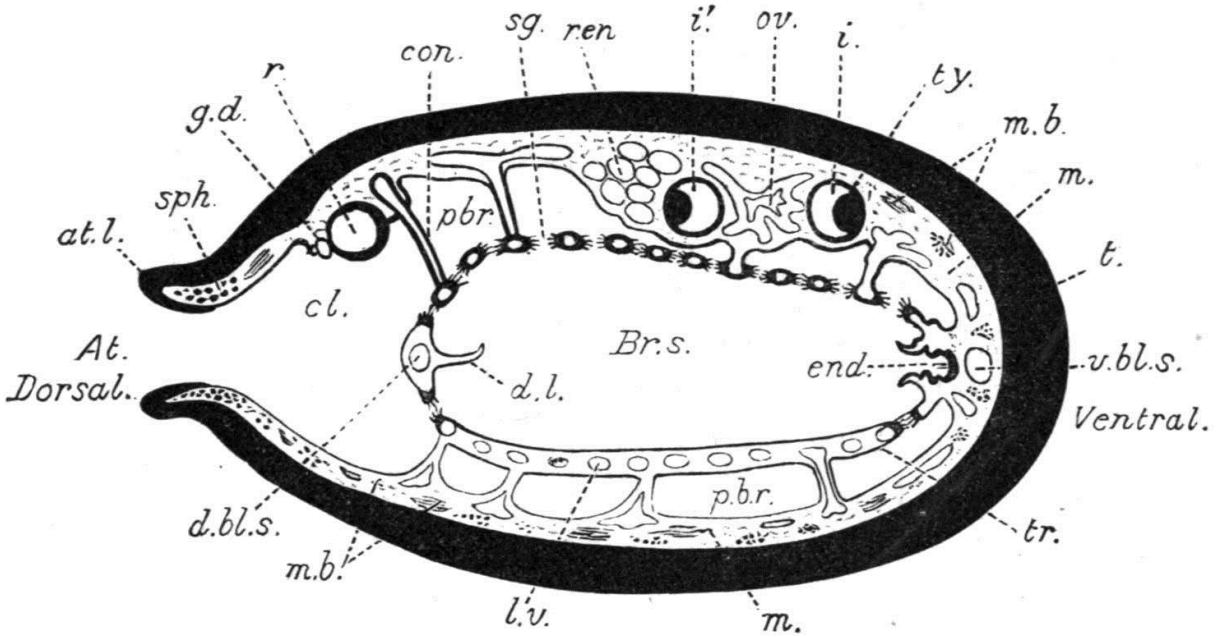
back



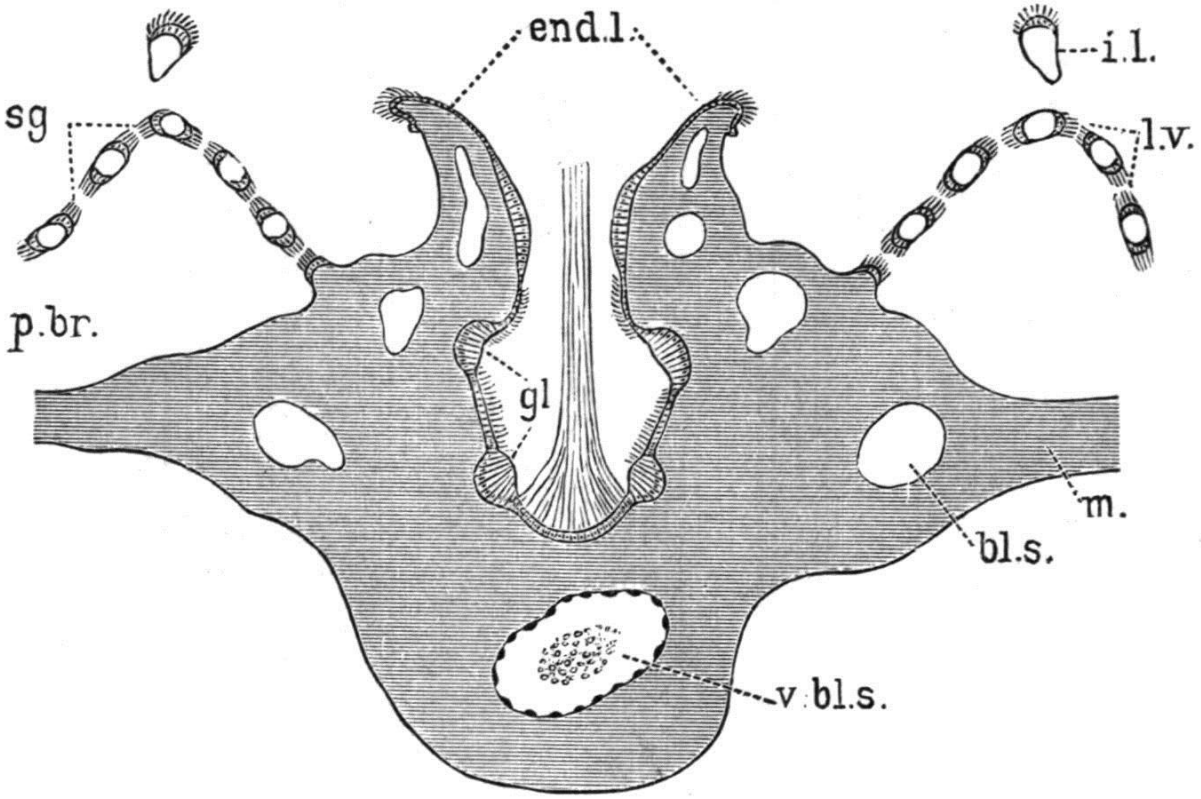
back


Br
hypd
hyp
n.g
At
tn
br.s
a
t
g.d
m
br.s'
gd
end
ren
gon
ty
oes
st
m
m
p.br.c

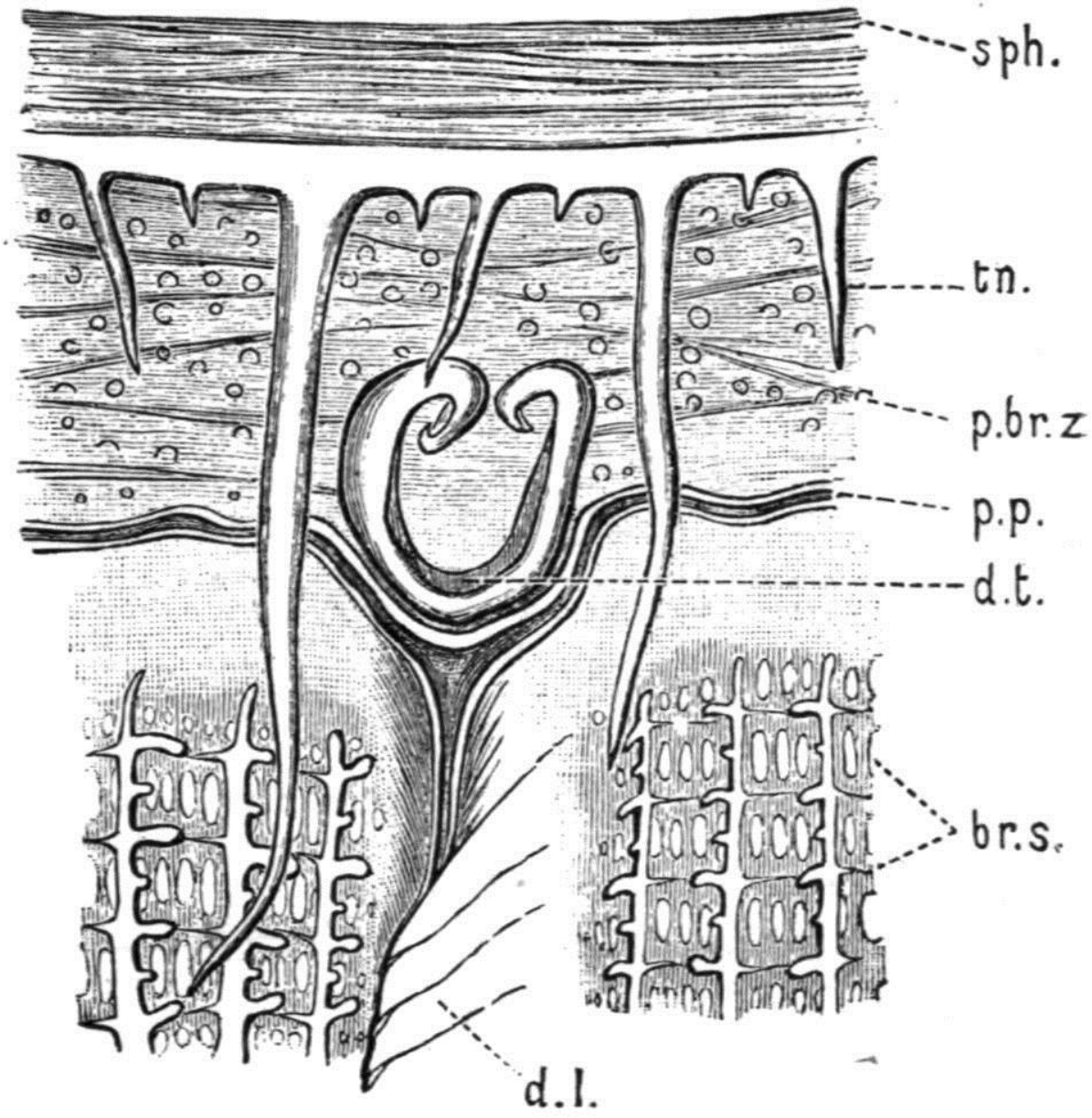
back


sg.
ren
i'
ov.
i.
con.
r.
t.y.
g.d.
m.b.
sph.
m.
pbr.
at.l.
t.
cl.
At.
Br.s.
v.bl.s.
end.
Dorsal.
d.l.
Ventral.
p.b.r.
d.bl.s.
tr.
m.b.
l.v.
m.

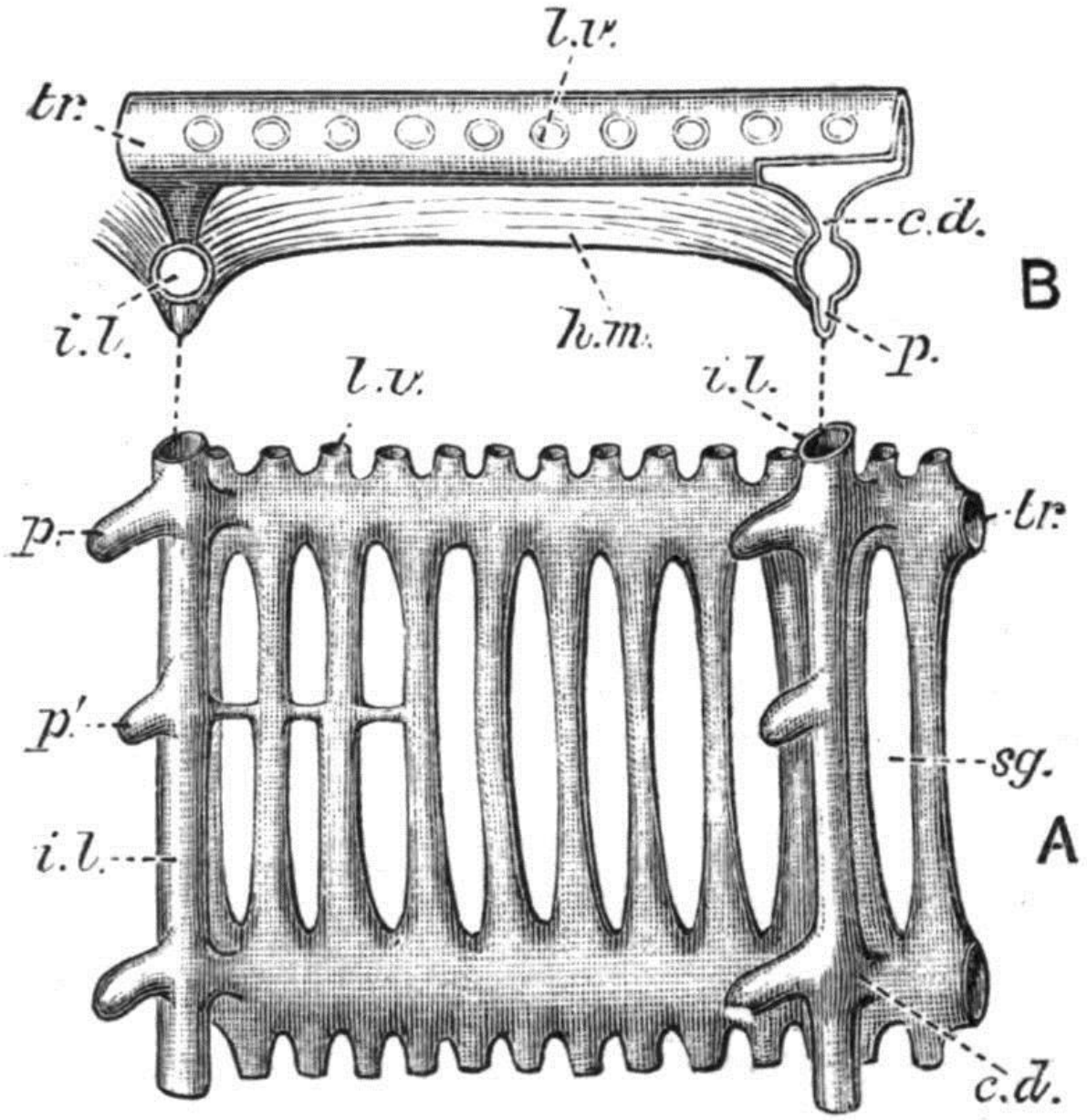
back



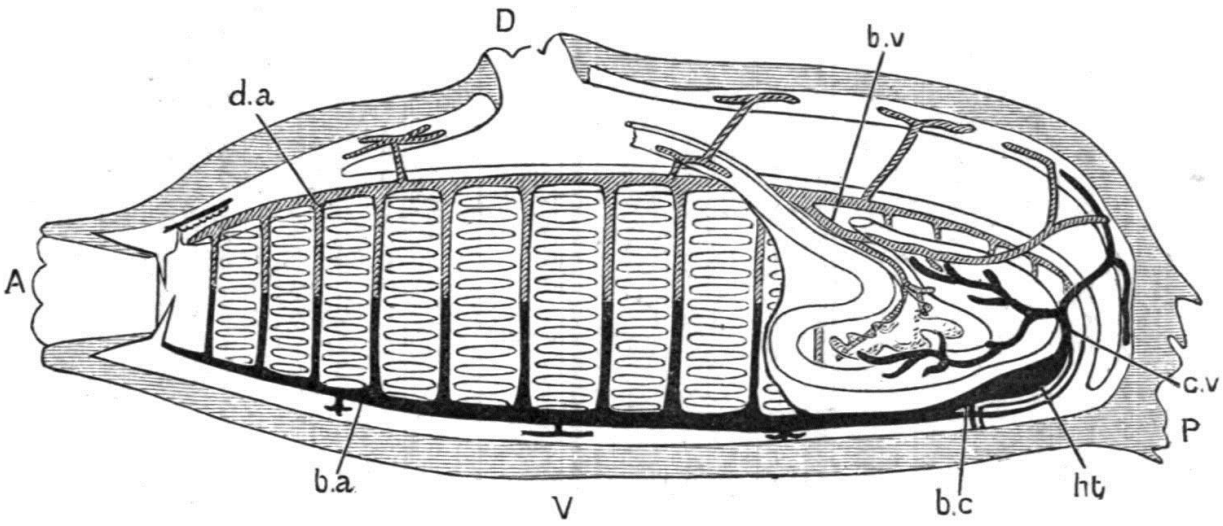
back



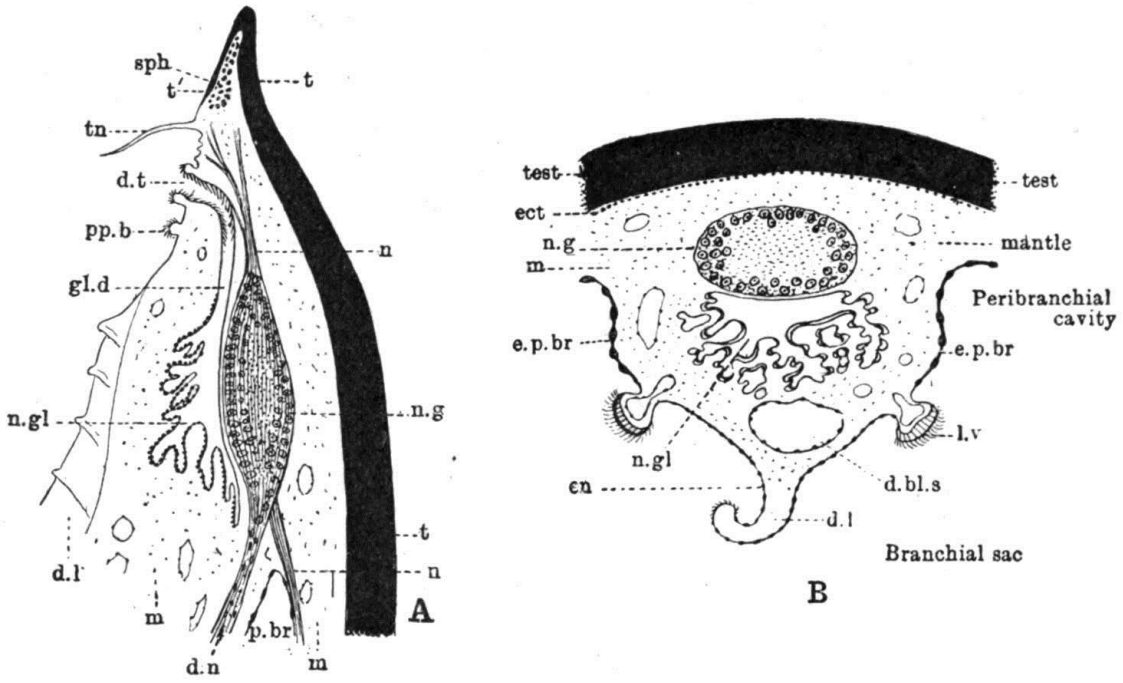
back



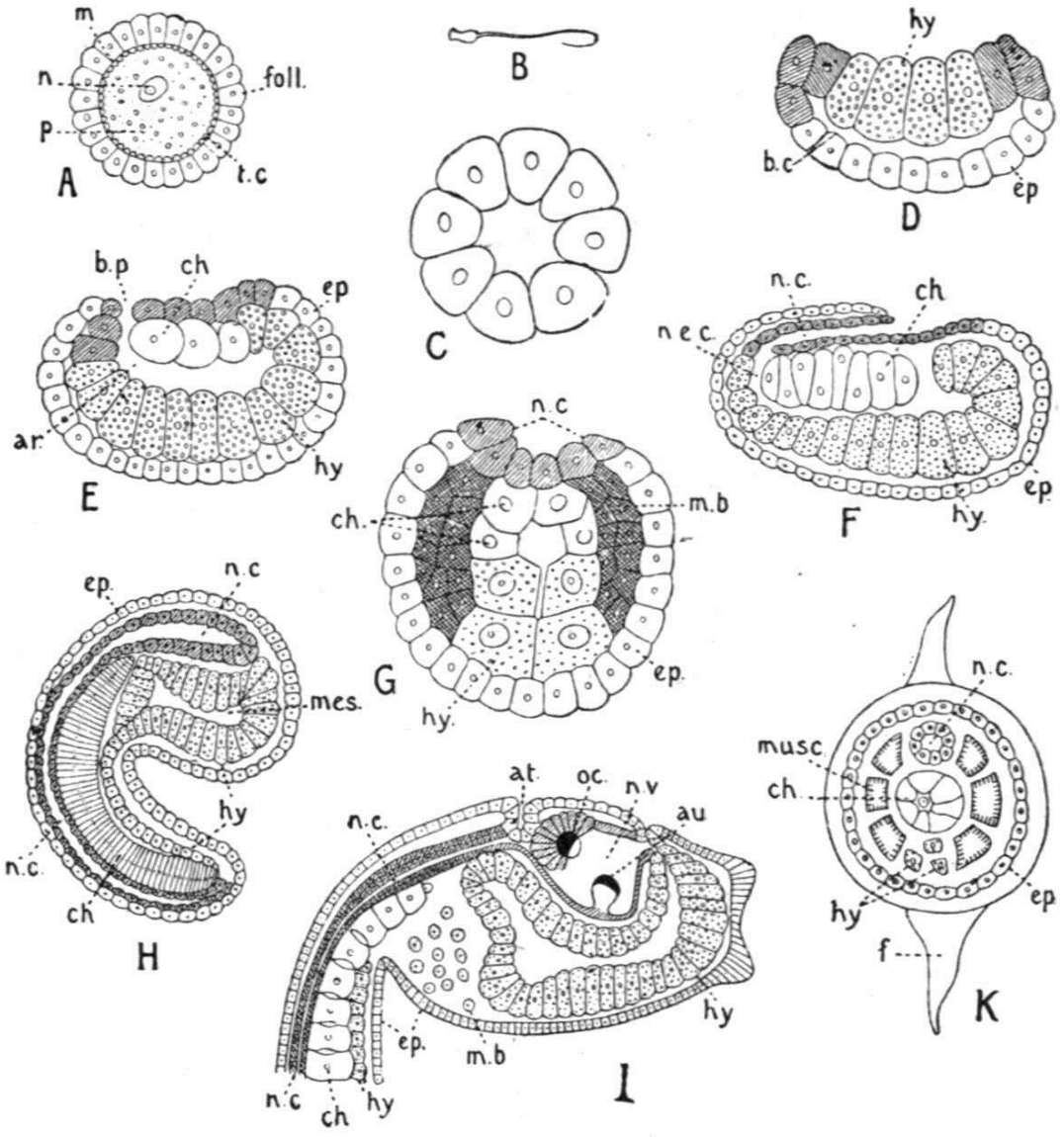
back



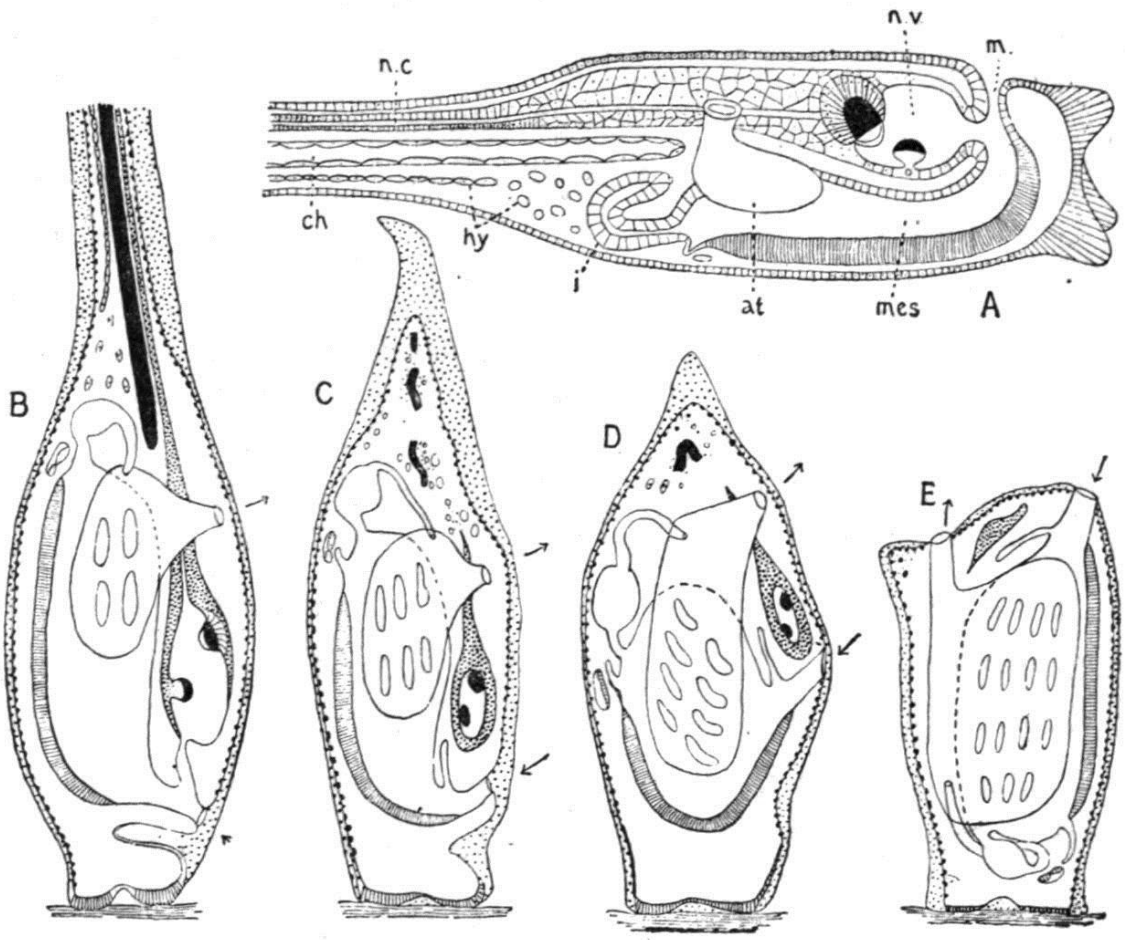
back


sph
t
t
tn
d.t
pp.b
n
gl.d
n.gl
n.g
t
n
d.l
m
p.br
m
d.n
A
test
test
ect
n.g
mantle
m
Peribranchial cavity
e.p.br
e.p.br
l.v
n.gl
d.bl.s
en
d.l
Branchial sac
B

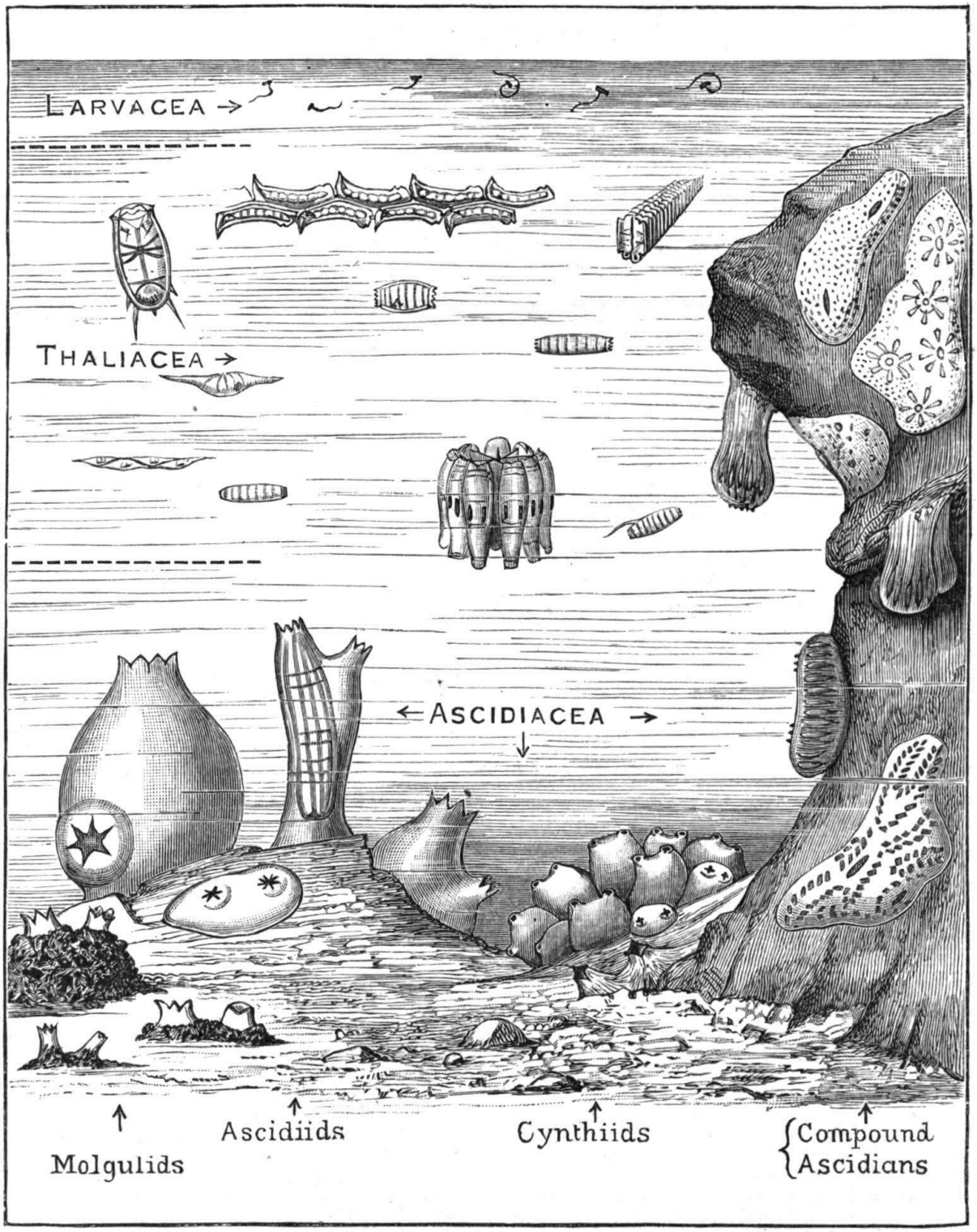
back


m
n
foll.
P
t.c
A
B
hy
b.c
ep
D
C
b.p
ch
ep
ar
hy
E
n.c
ch
n.c.
ep
hy
F
n.c
ch
m.b
ep
hy
G
ep
n.c
mes
hy
n.c
ch
H
at
oc
n.v
au
n.c
ep
m.b
hy
n.c
ch
hy
I
n.c
musc
ch
hy
ep
f
K

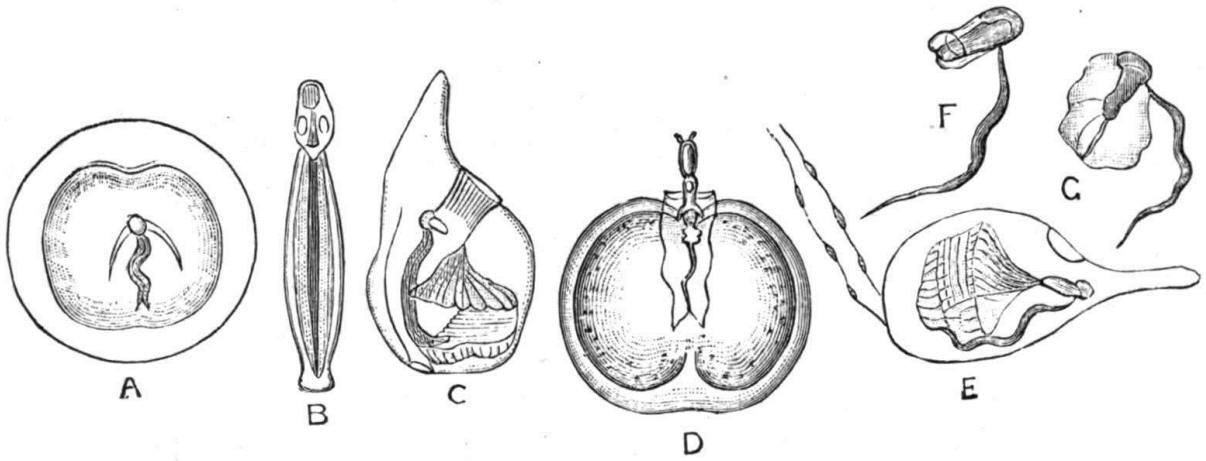
back



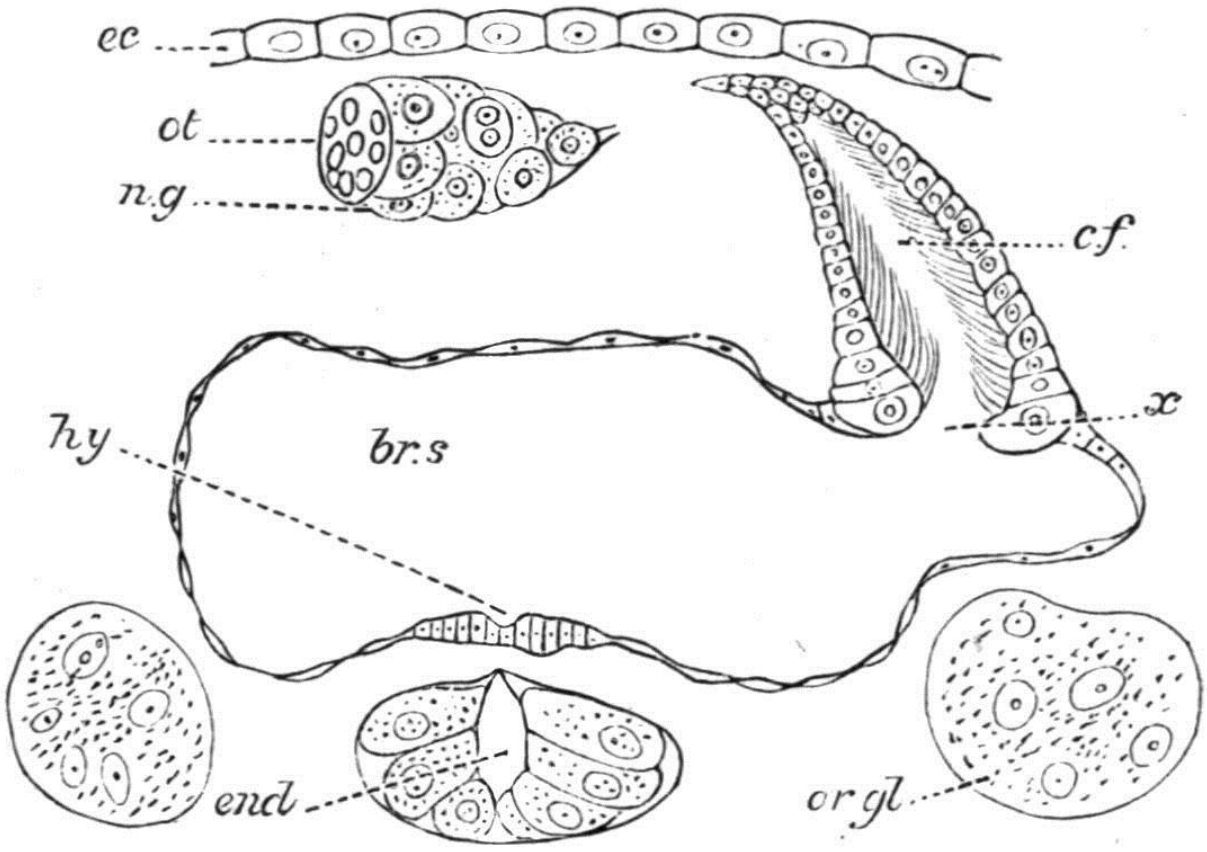
back


LARVACEA →
THALIACEA →
←ASCIDIACEA →
Molgulids
Ascidiids
Cynthiids
Compound Ascidians

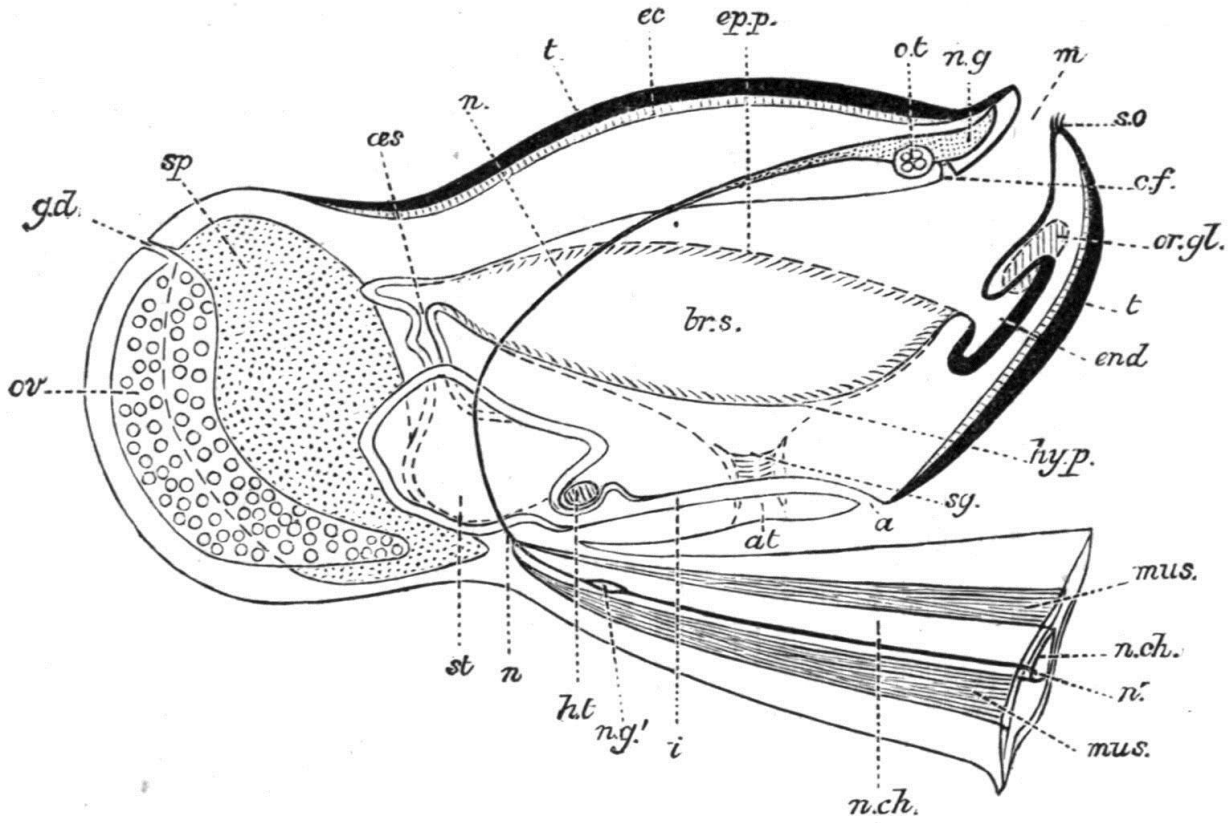
back



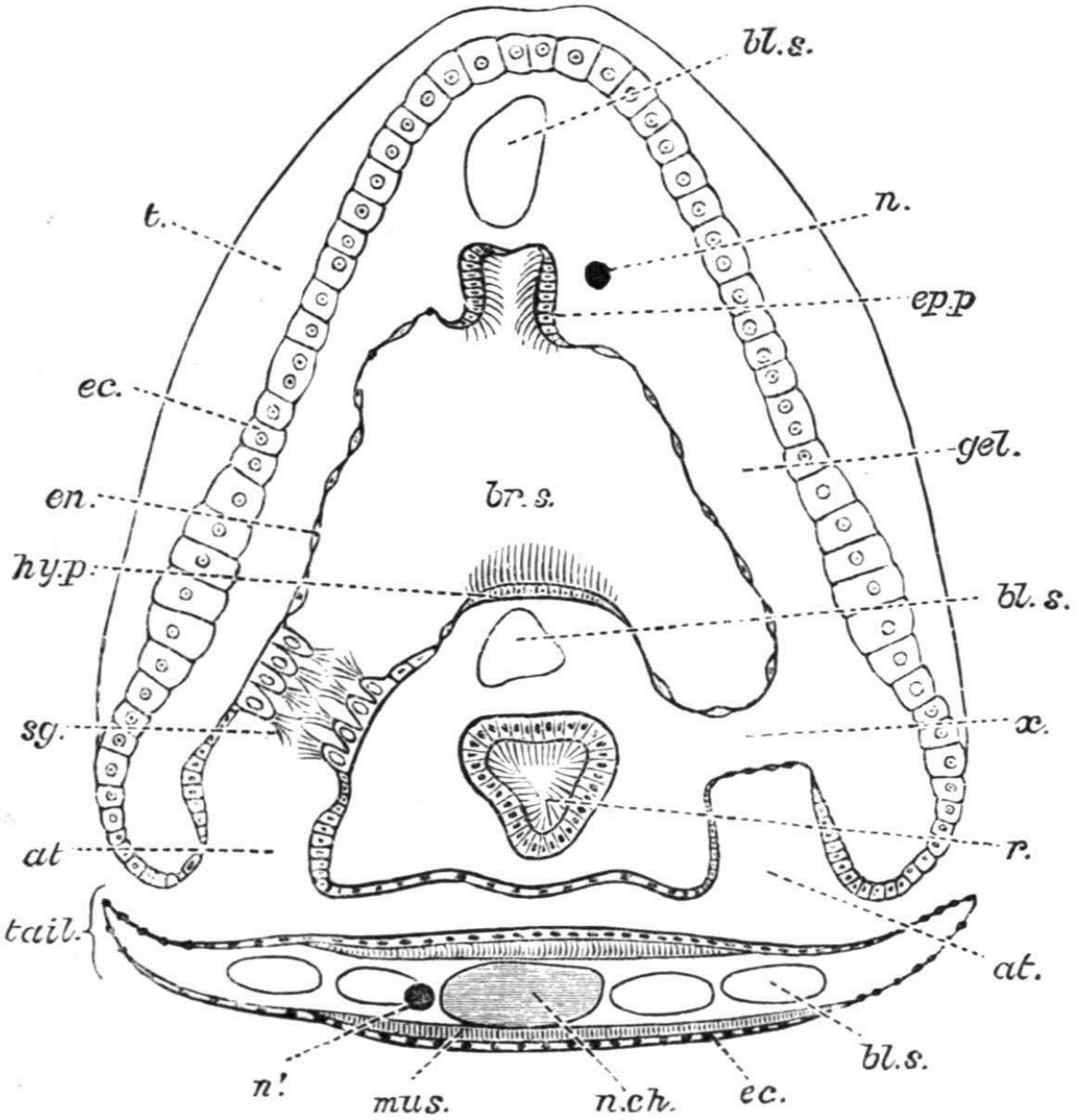
back



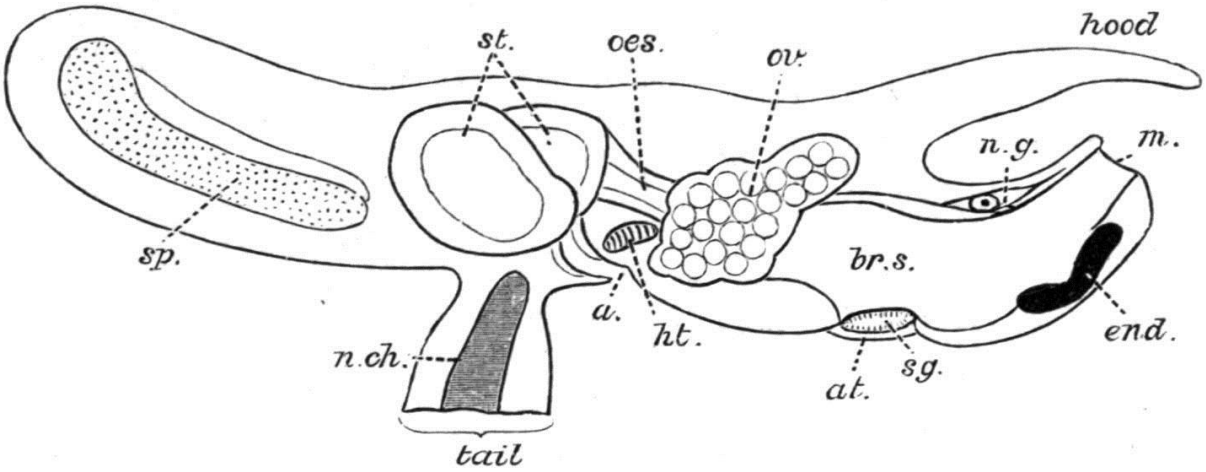
back


ec
ep.p.
t
o.t
n.g
m
n.
s.o
ces
sp
c.f.
g.d.
or.gl.
br.s.
t
end.
ov.
hy.p.
sg.
at
a
mus.
n.ch.
st
n
ht
n.g.'
i
n'
mus.
n.ch.

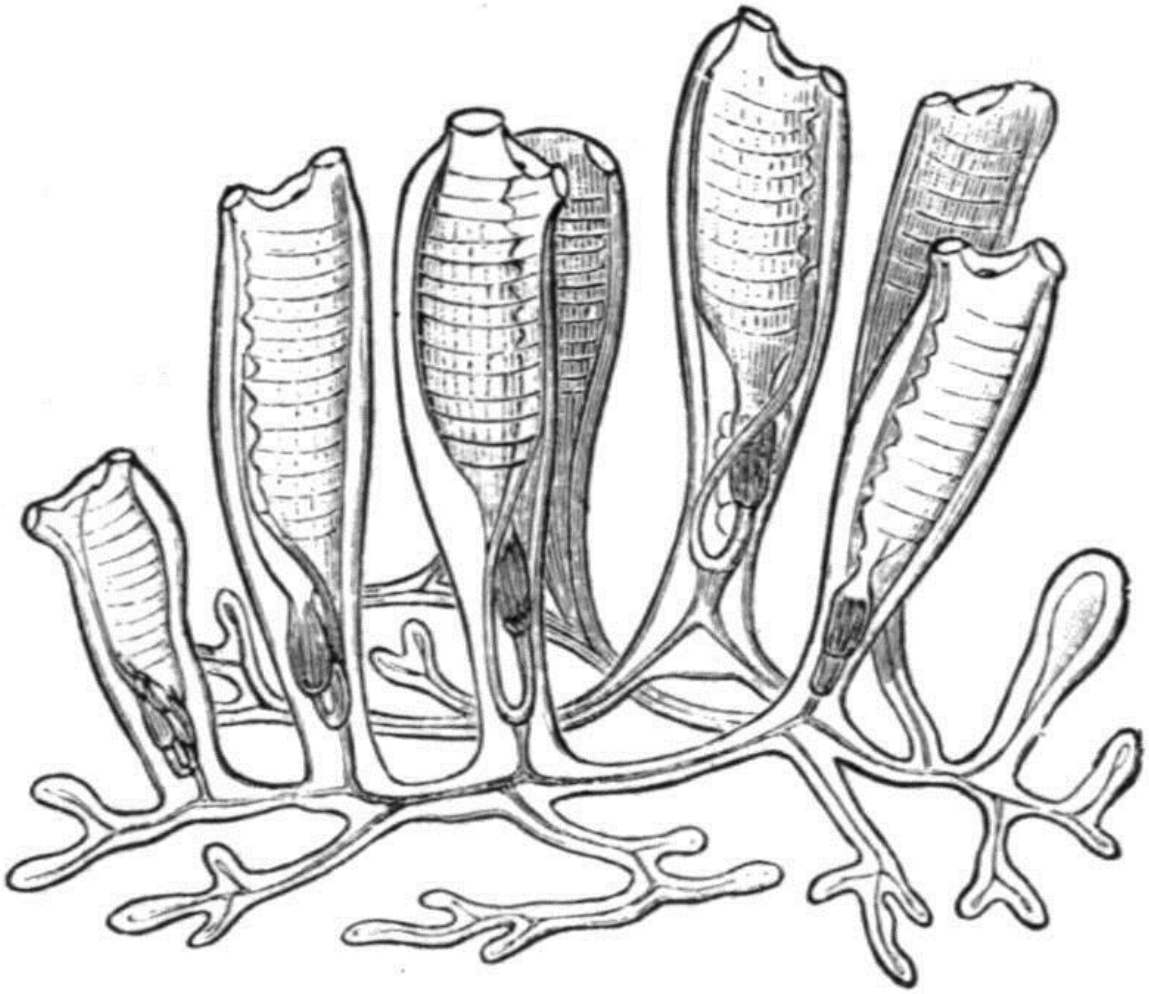
back



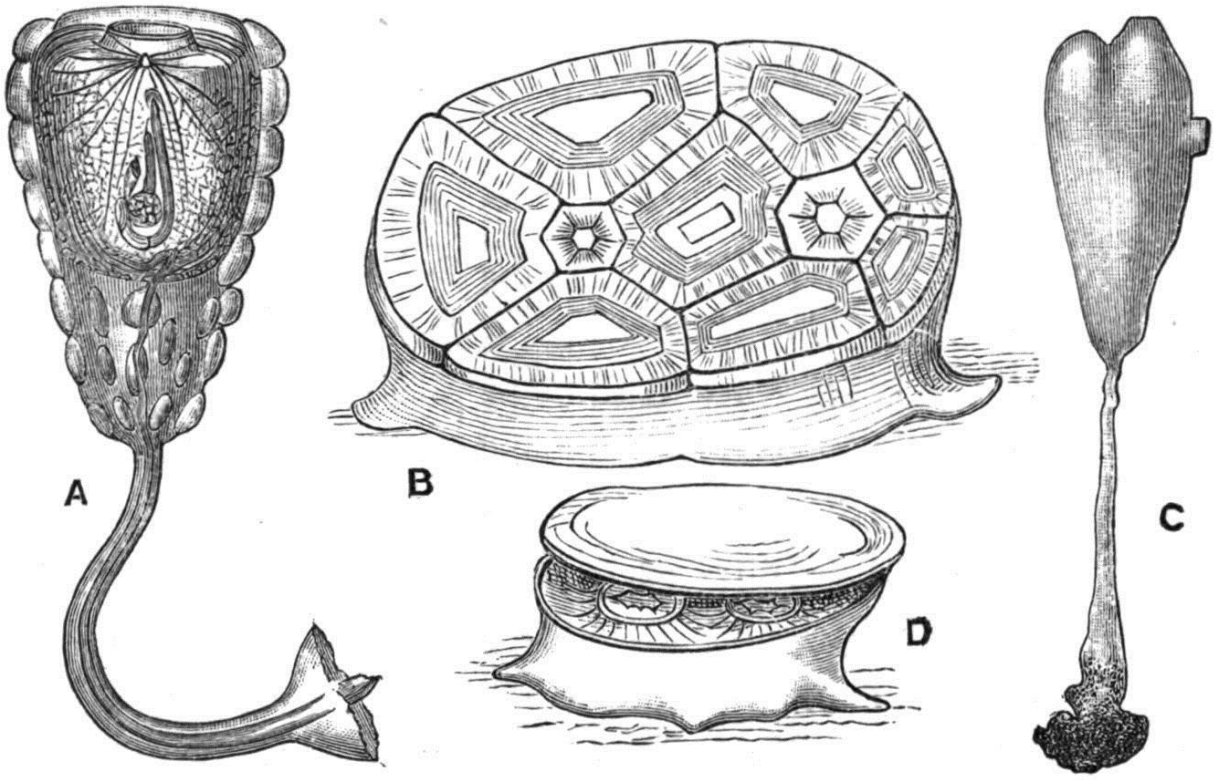
back



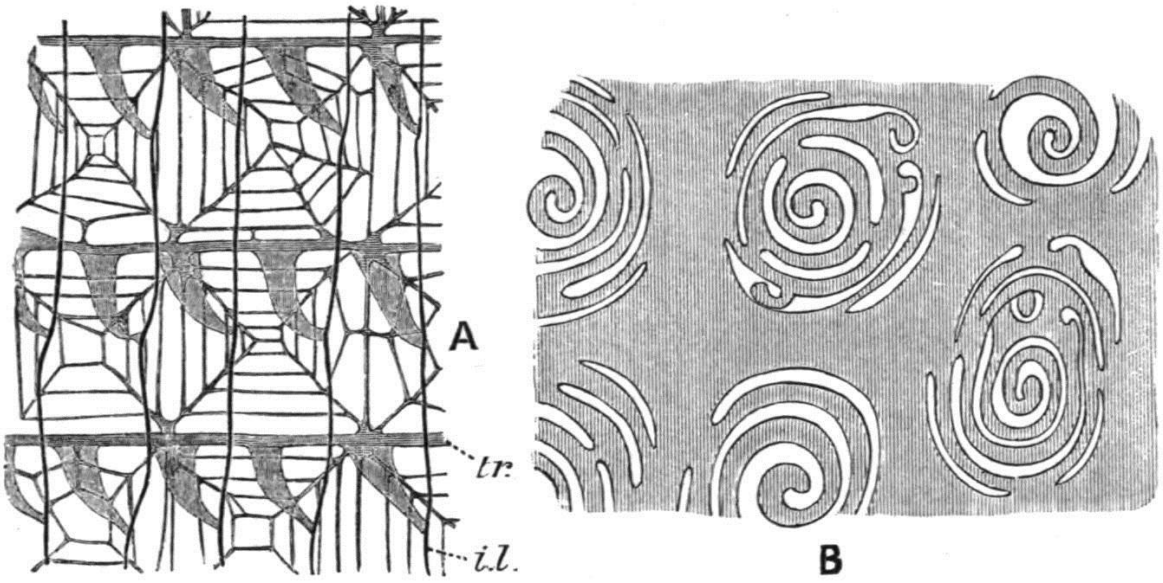
back



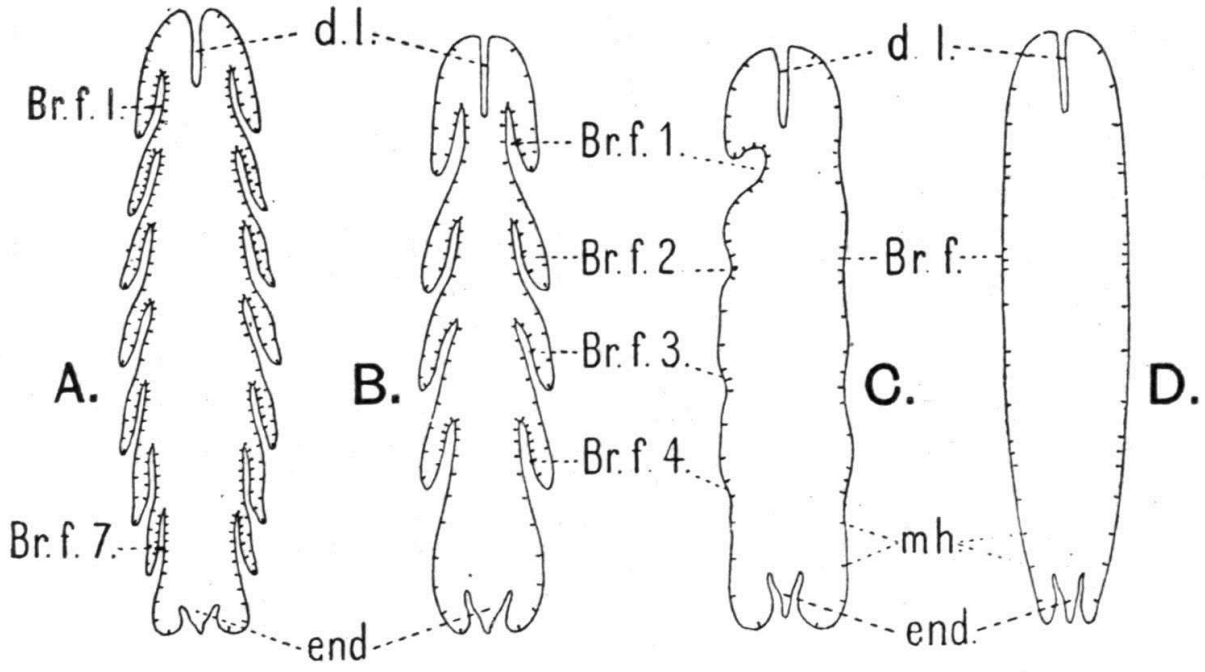
back



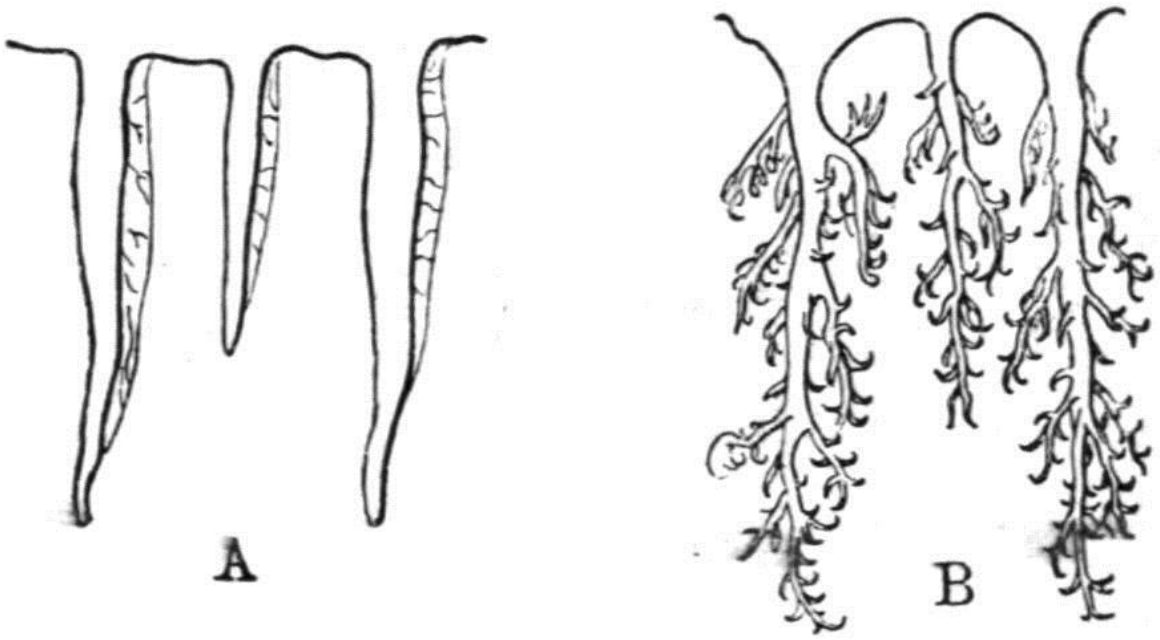
back



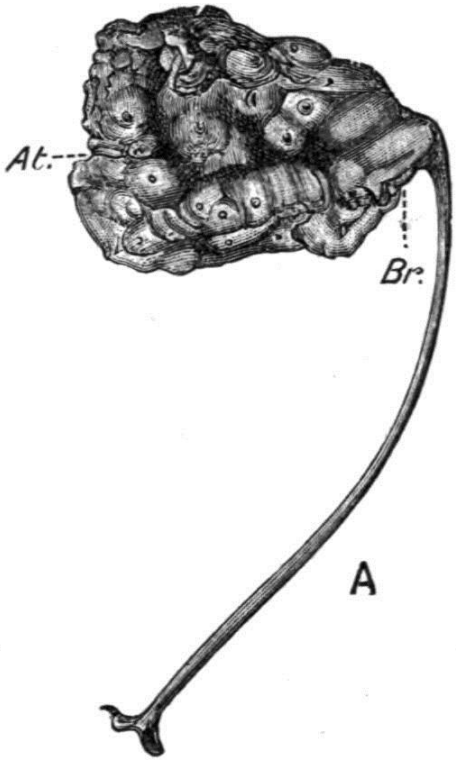
back

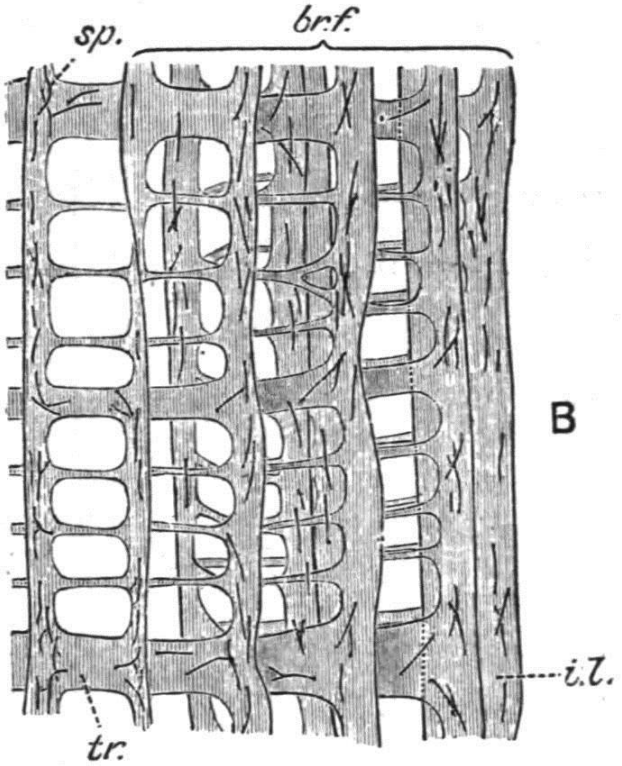


back

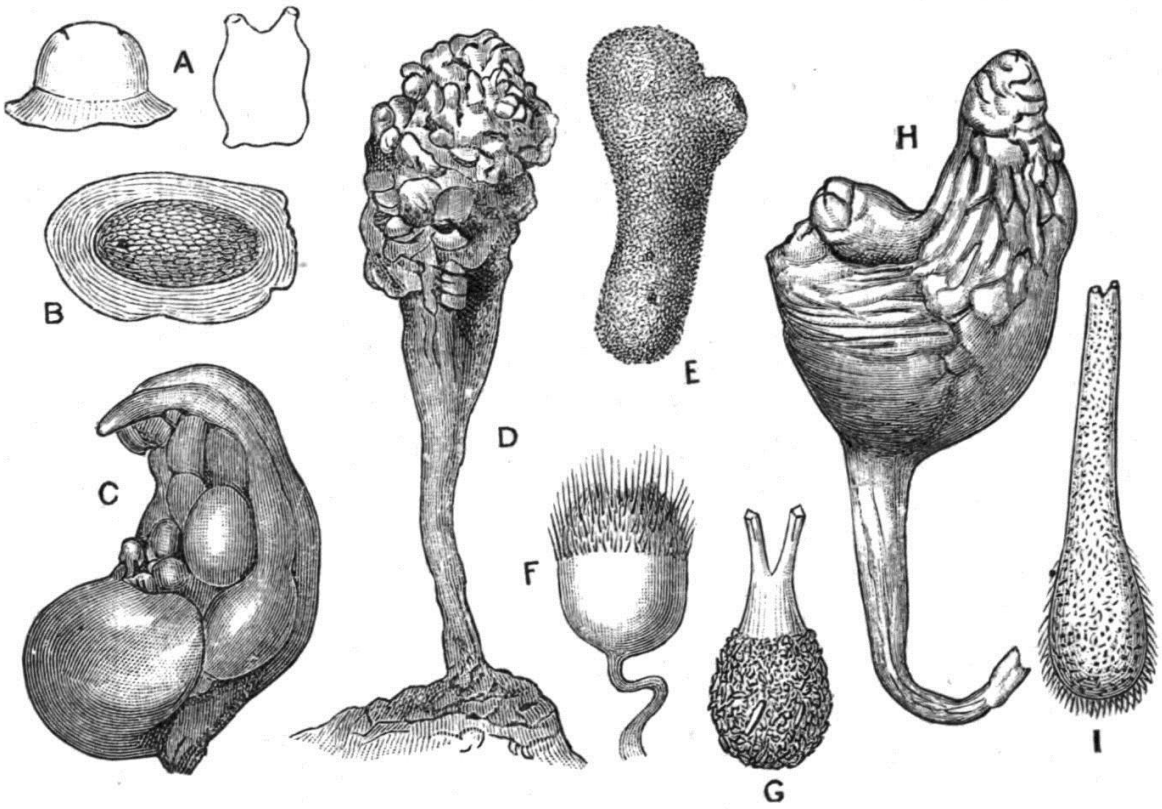


back

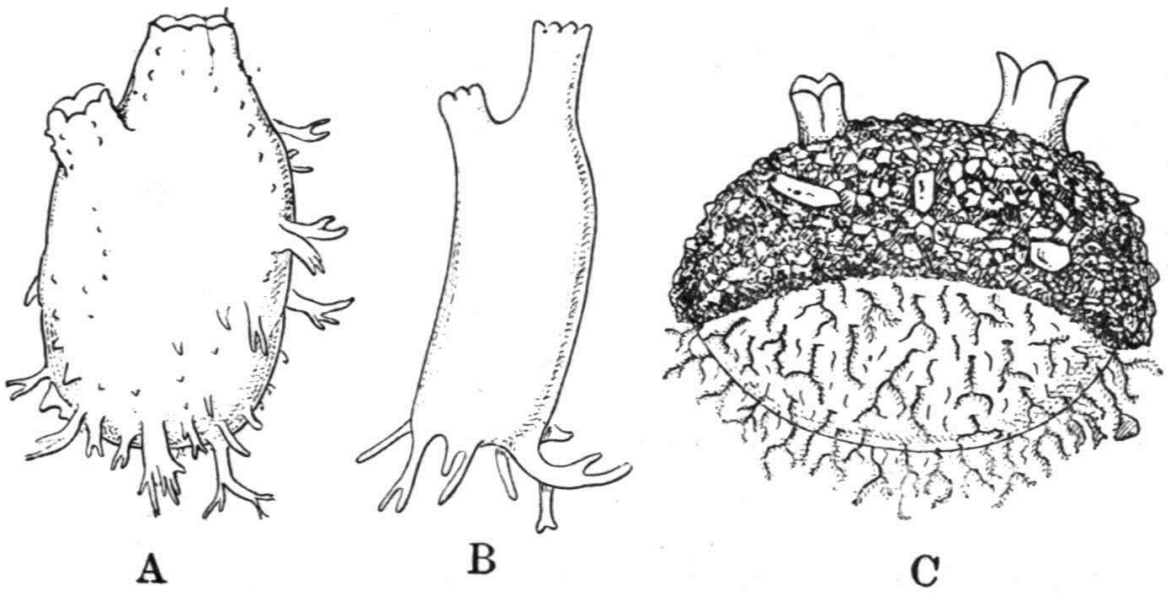




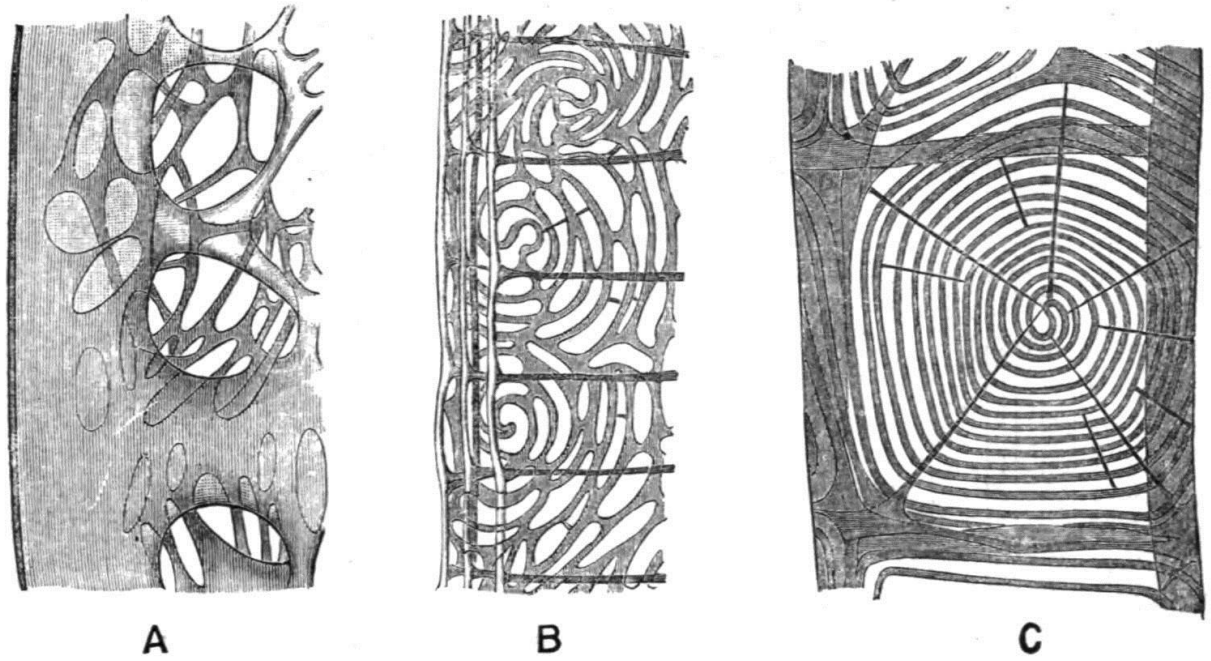
back



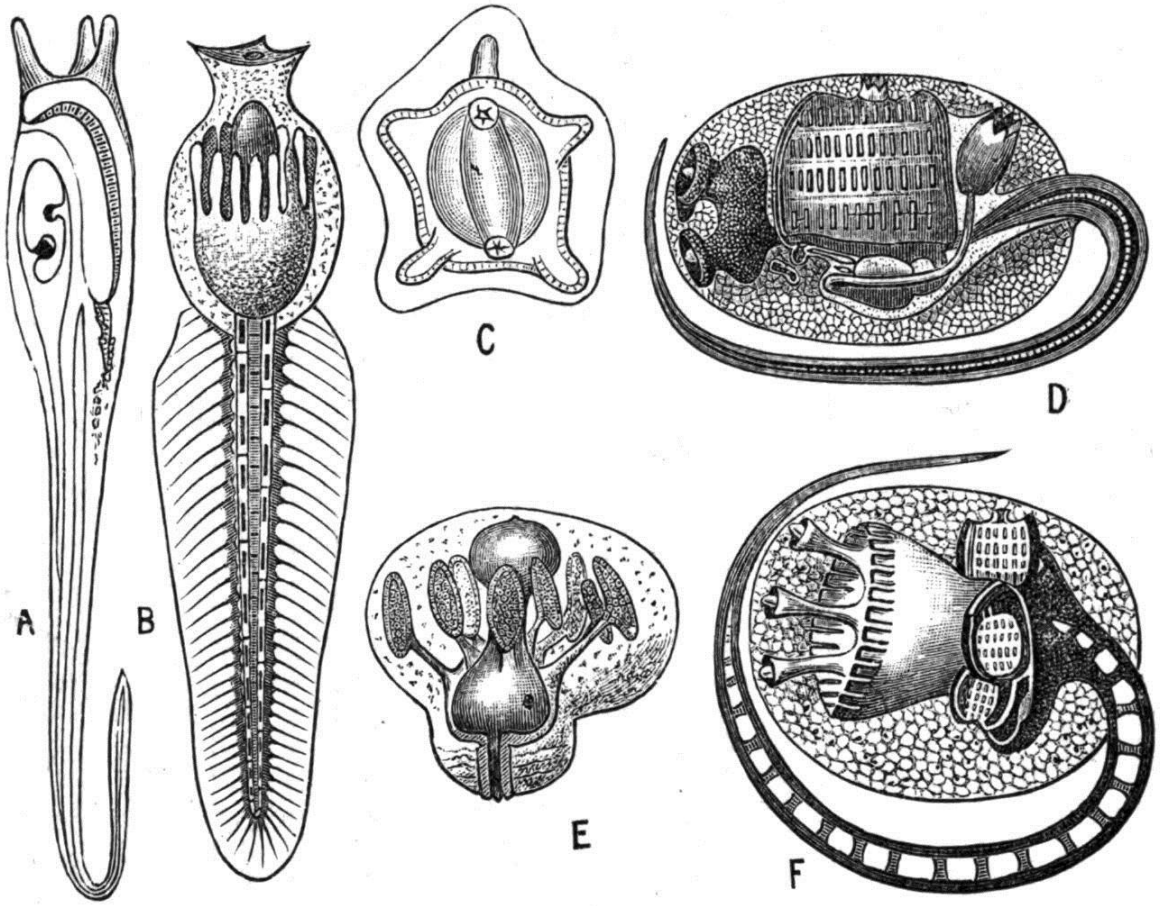
back



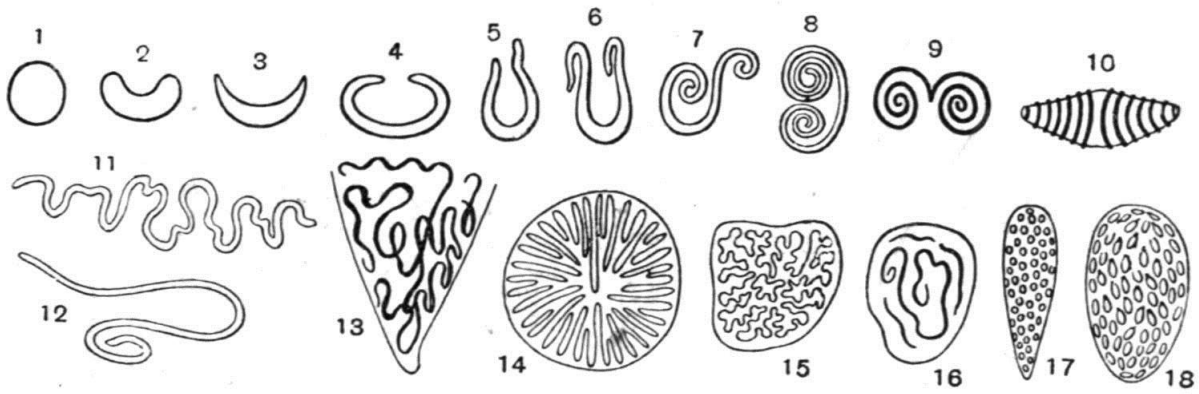
back



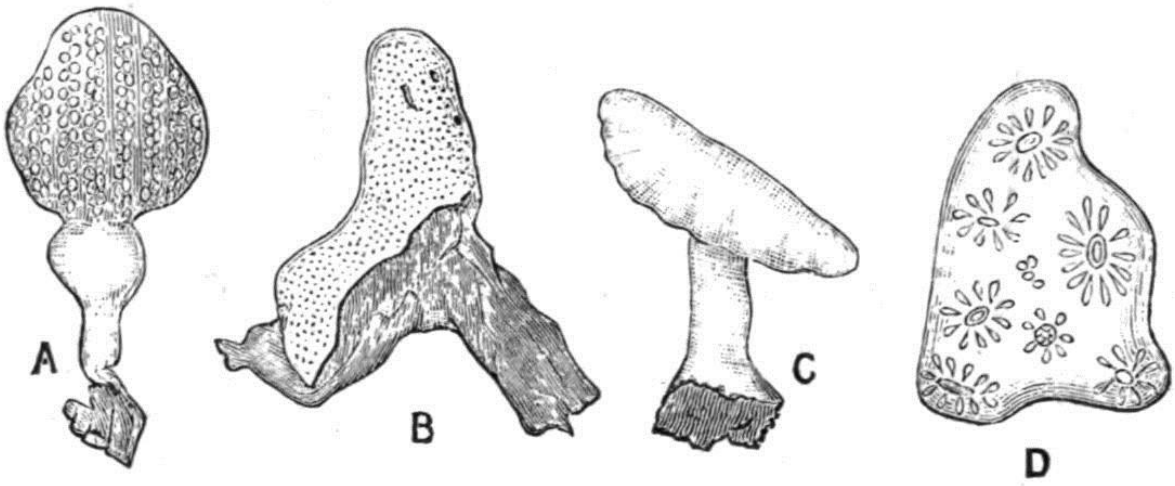
back



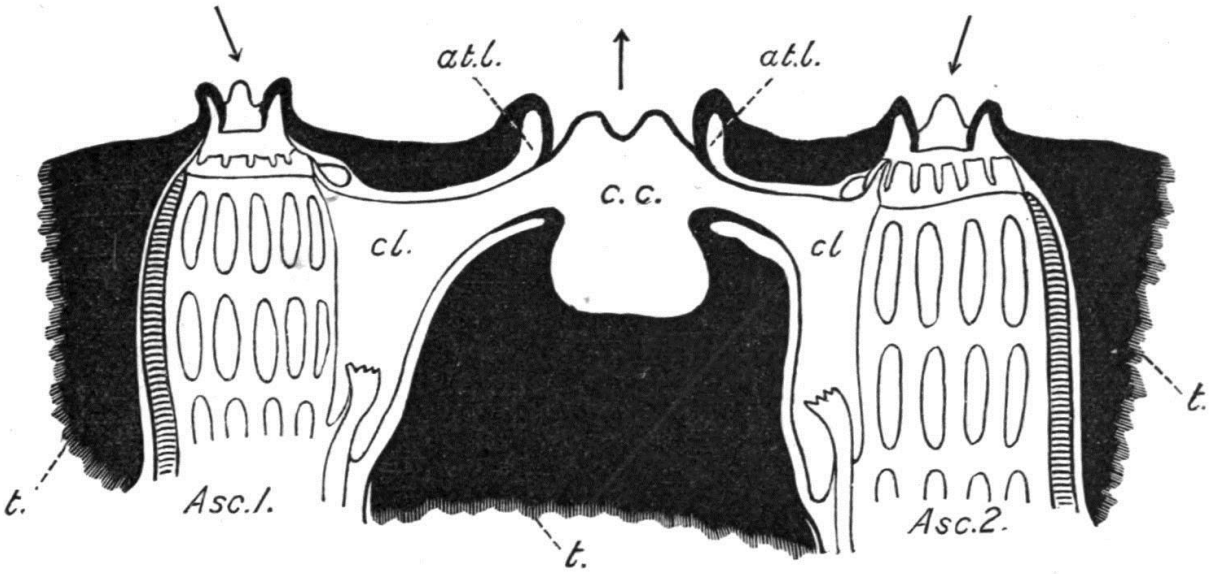
back



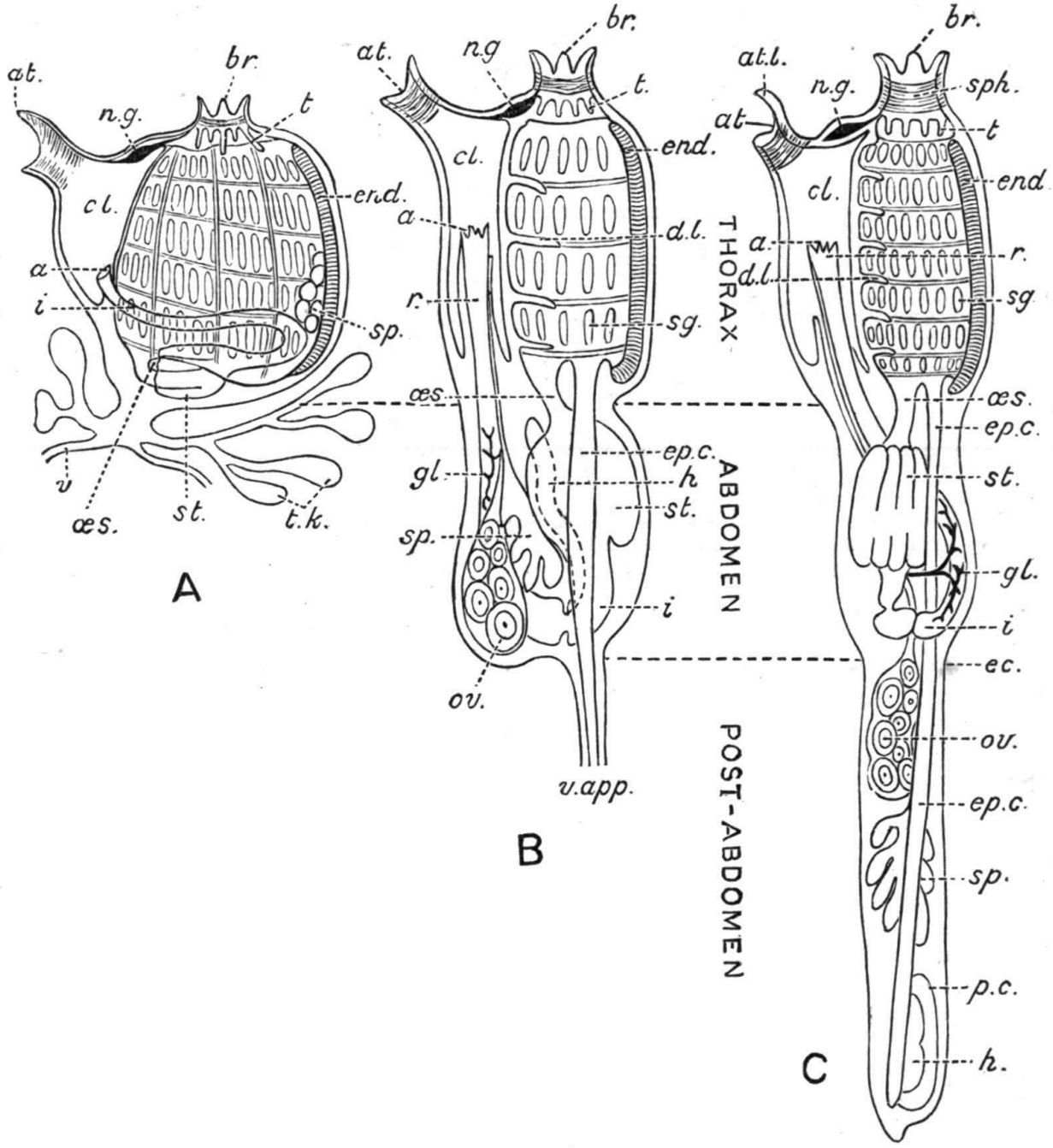
back



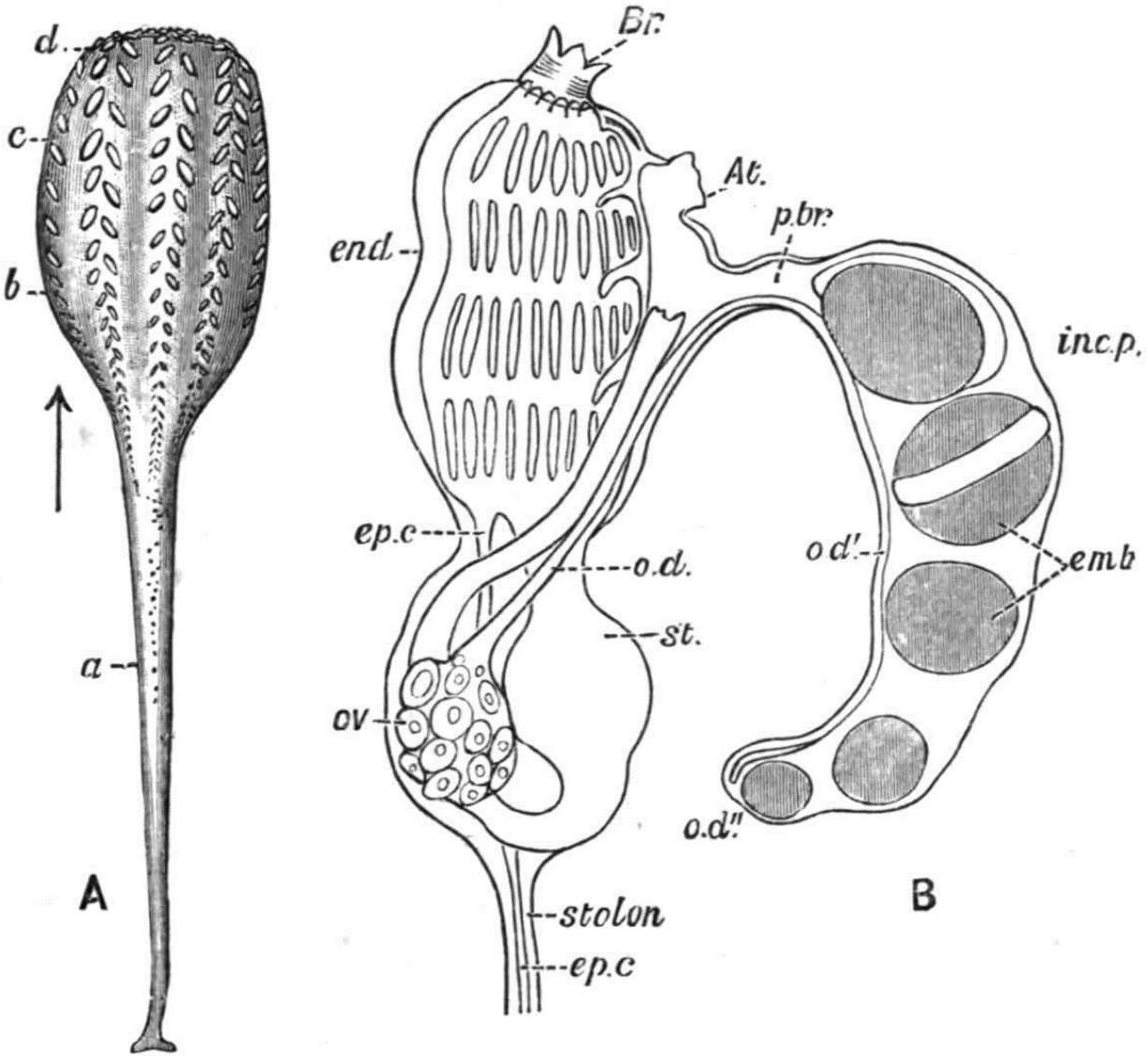
back



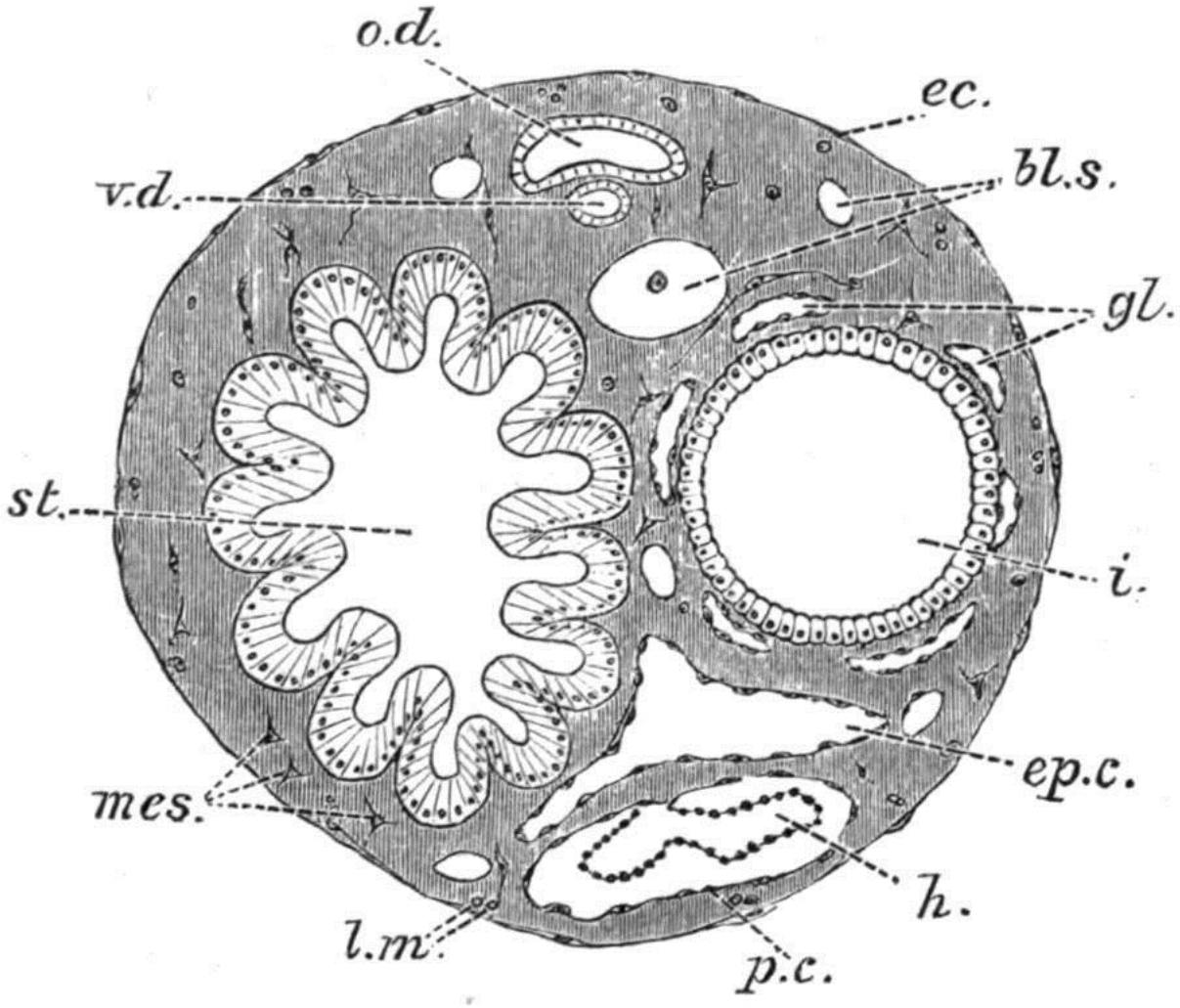
back


at.
br.
n.g.
t
cl.
end.
a
i
sp.
v
œs.
st.
t.k.
A
at.
n.g
br.
t.
cl.
end.
a
d.l.
r.
sg.
œs.
ep.c.
gl
h
st.
sp.
i
ov.
v.app.
B
THORAX
ABDOMEN
POST-ABDOMEN
at.l.
n.g.
sph.
at
t
cl.
end
a.
r.
d.l.
sg
œs.
ep.c.
st.
gl.
i
ec.
ov.
ep.c.
sp.
p.c.
h.
C

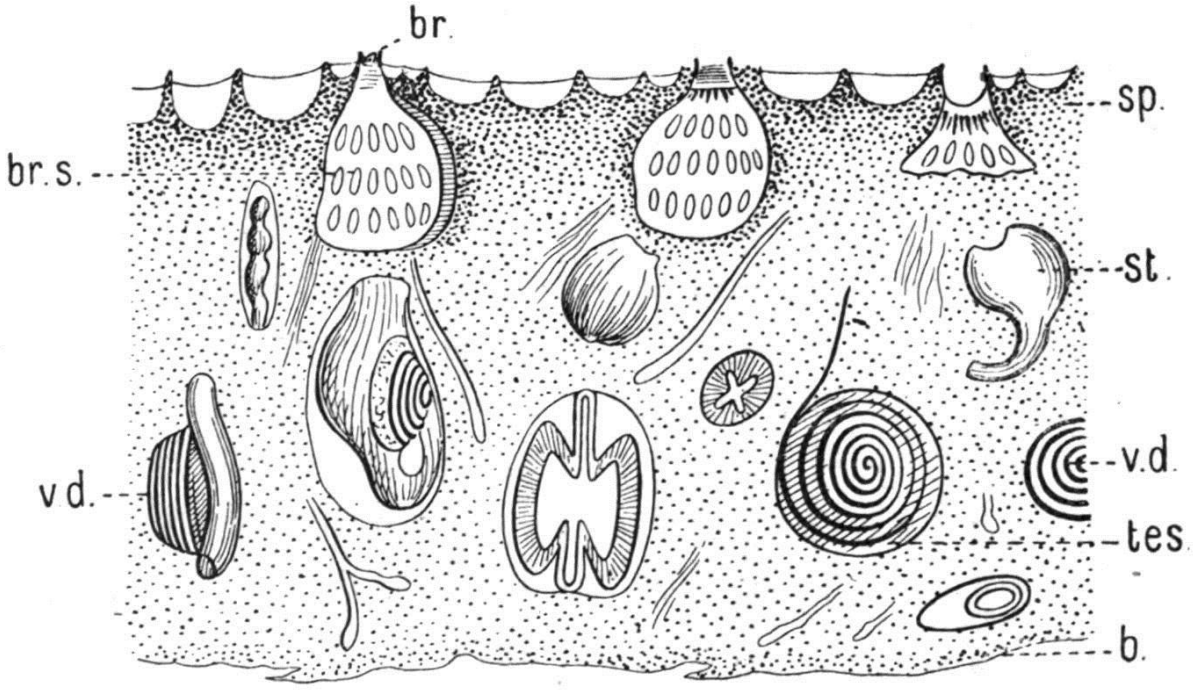
back



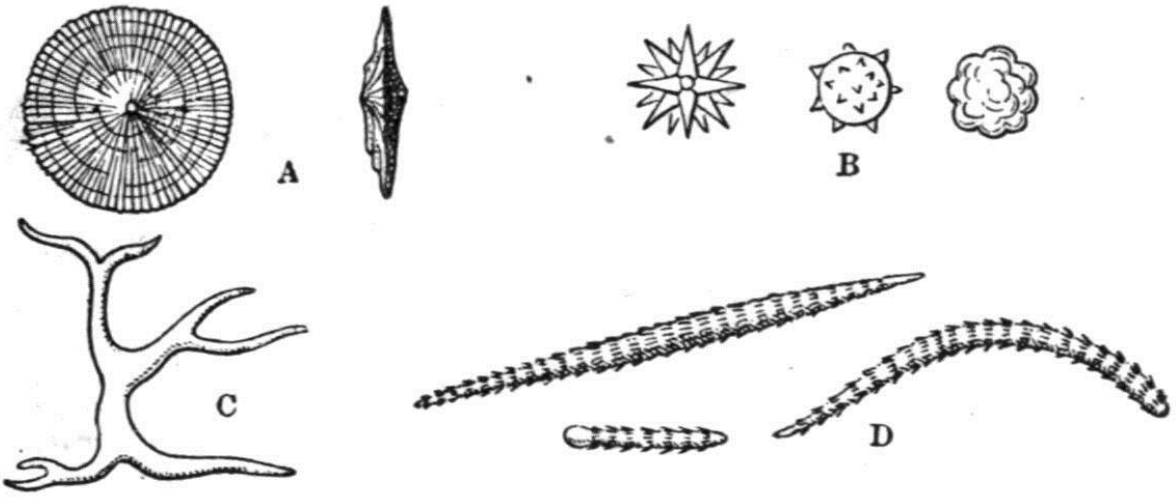
back



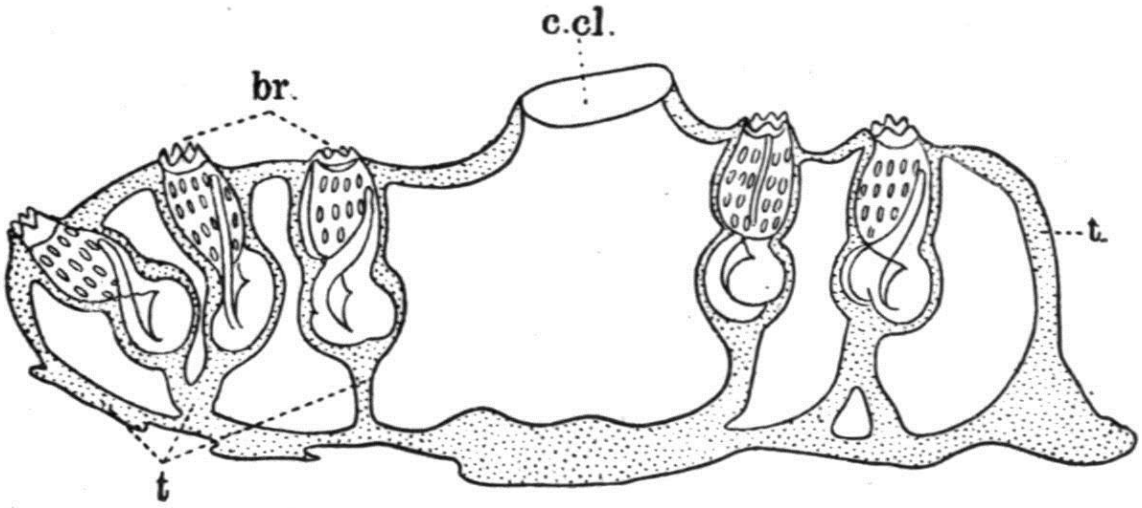
back



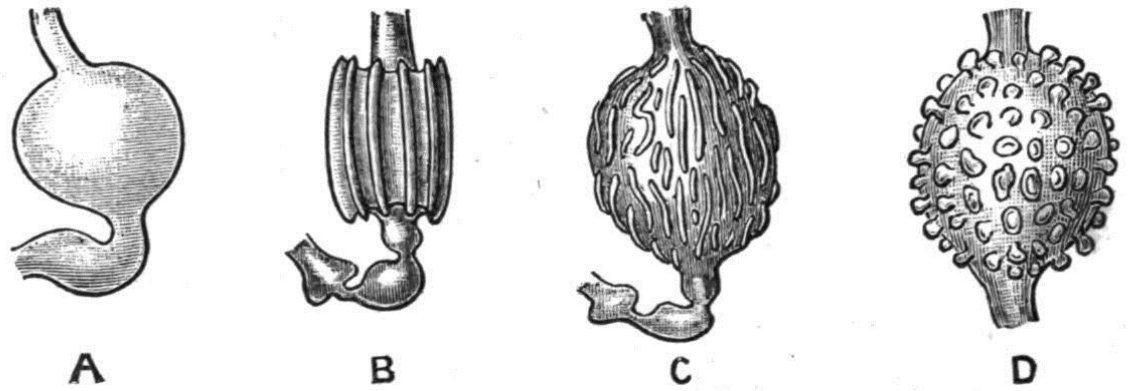
back



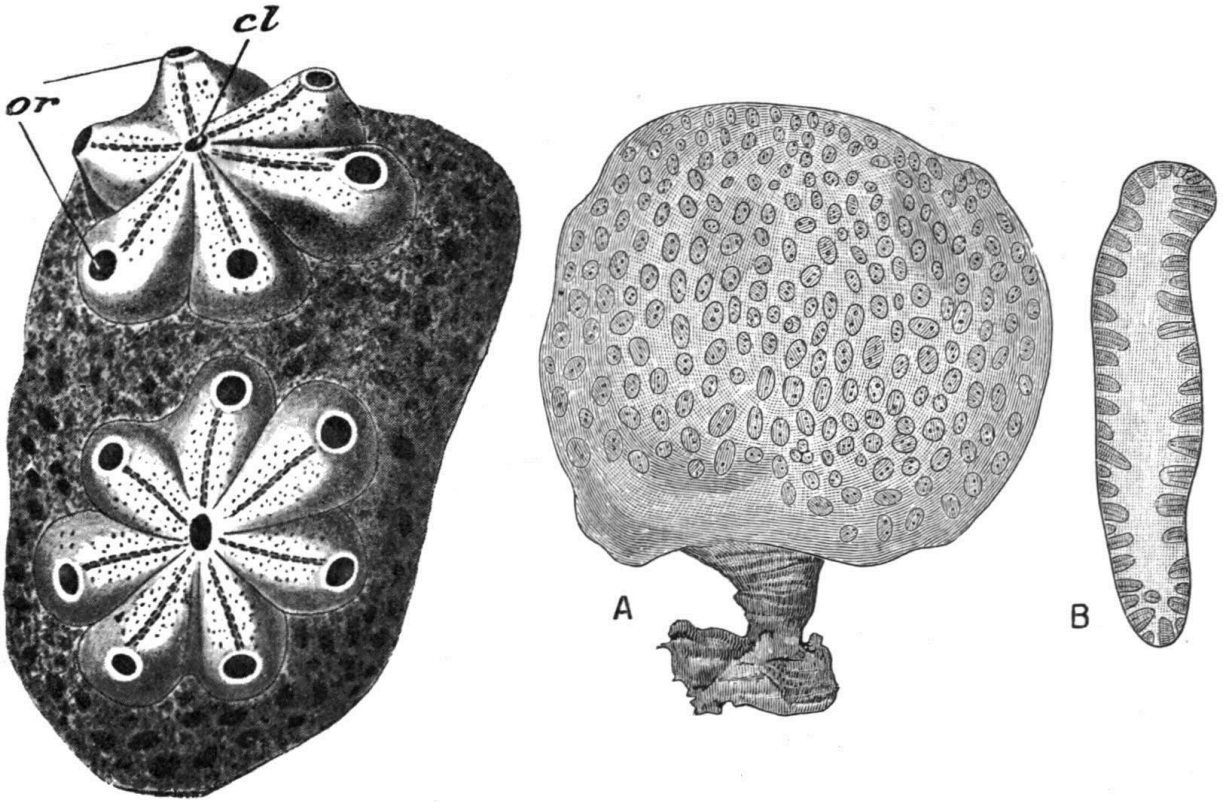
back



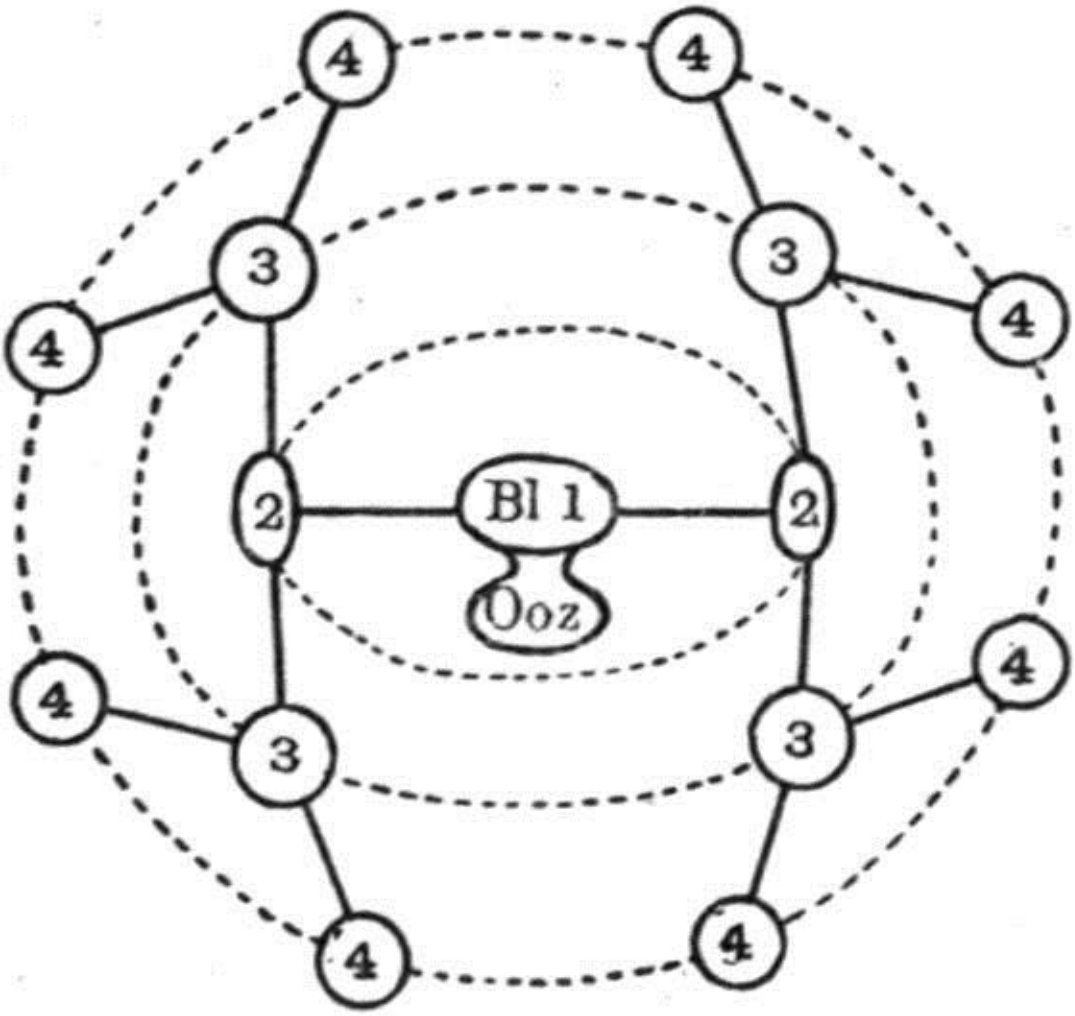
back



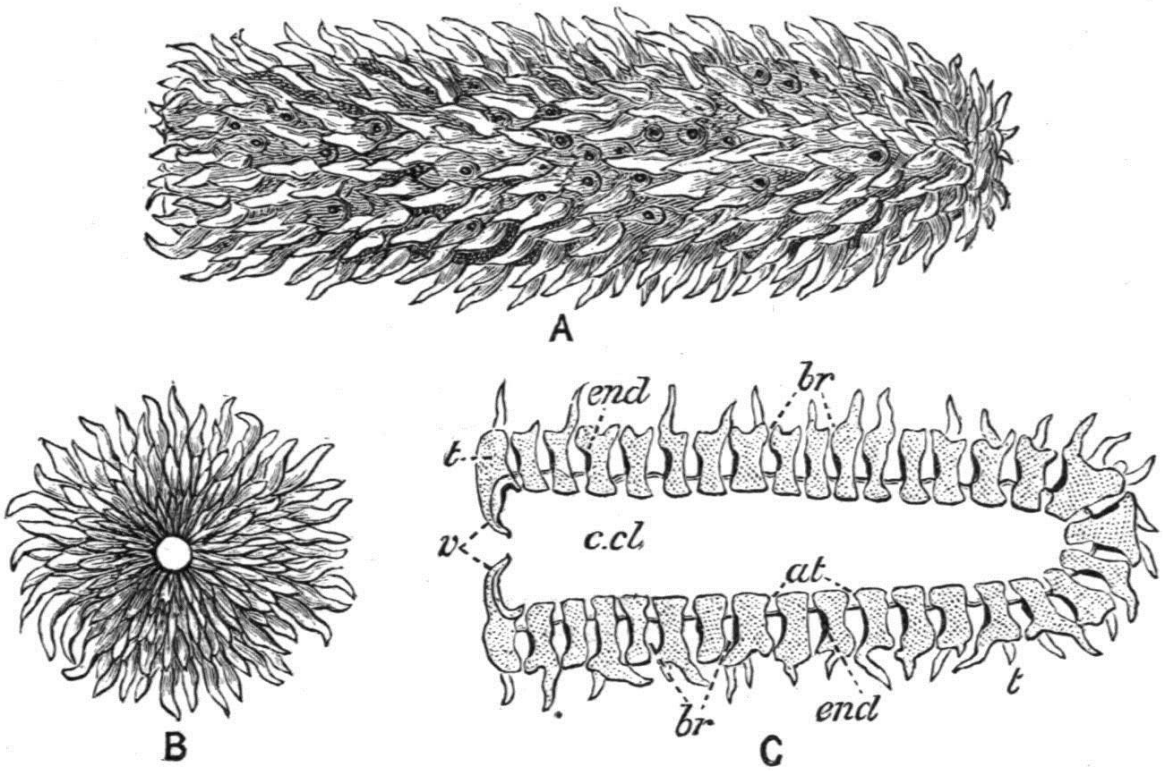
back



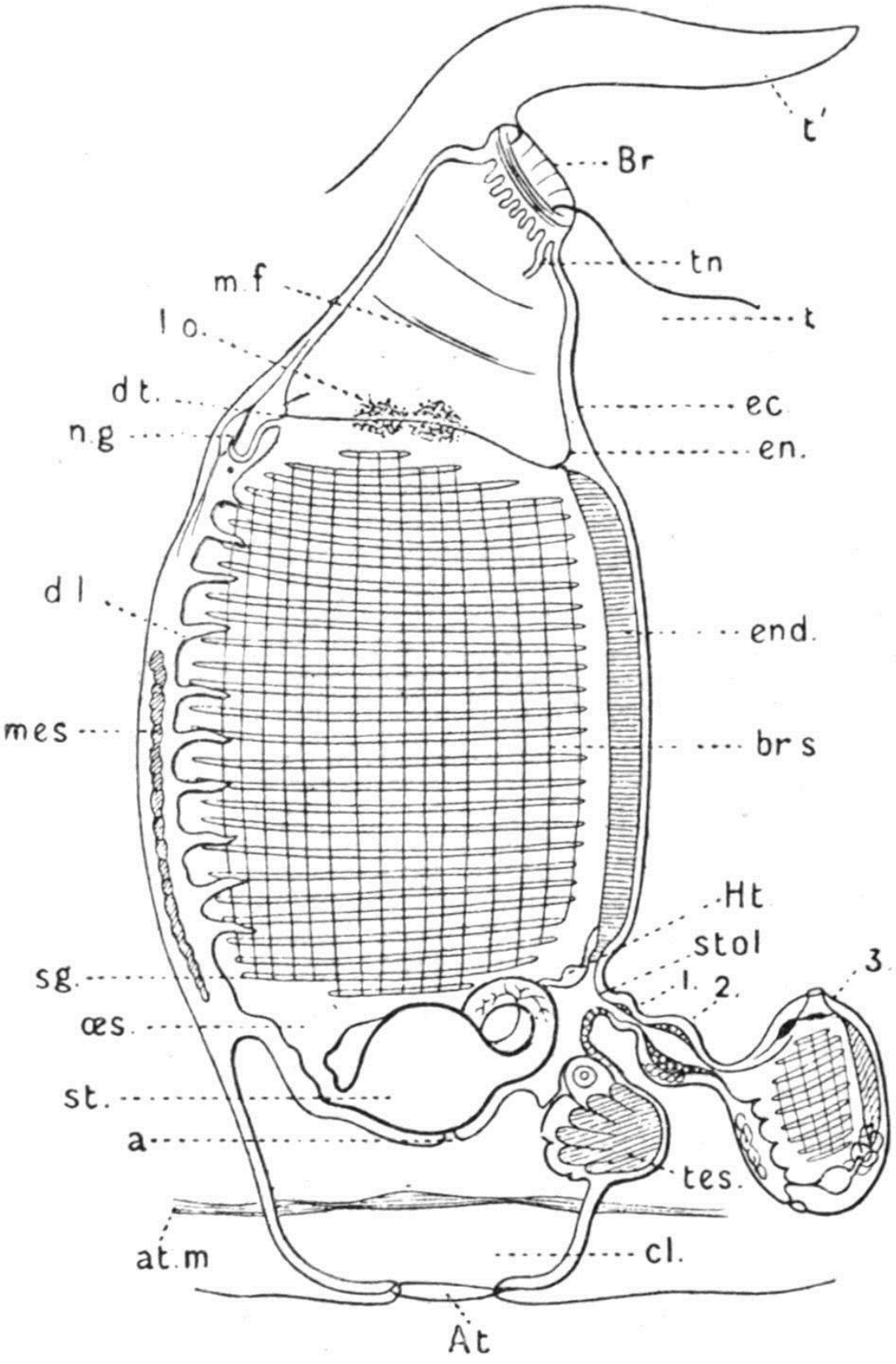
back



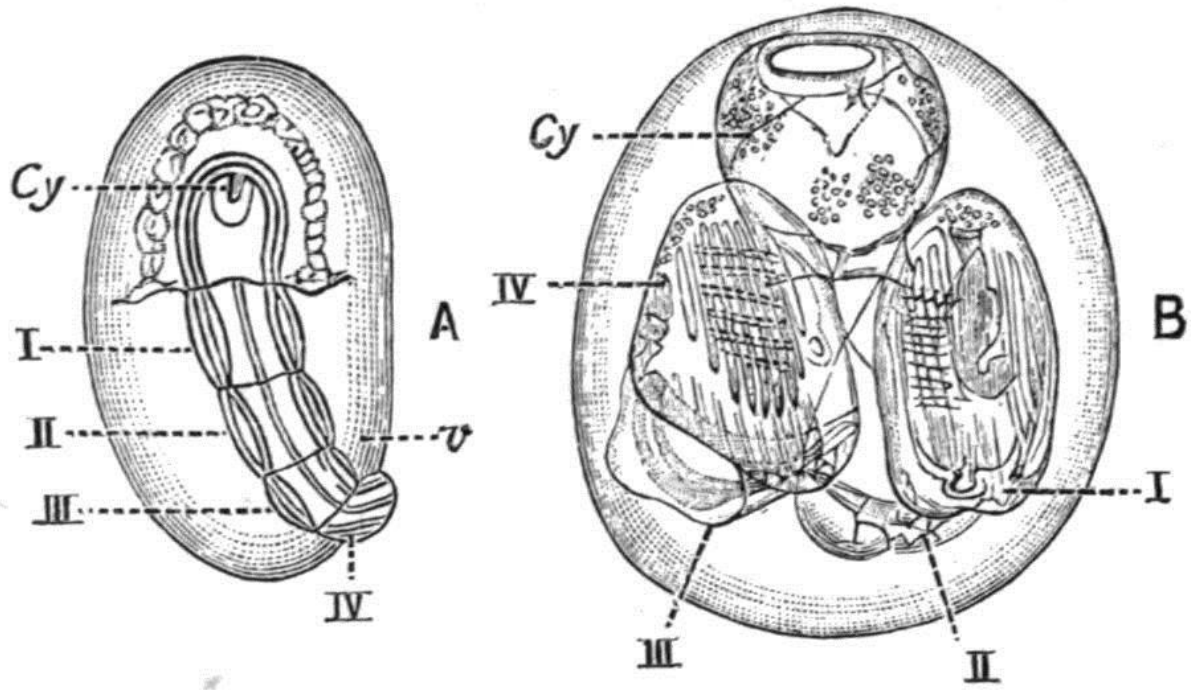
back



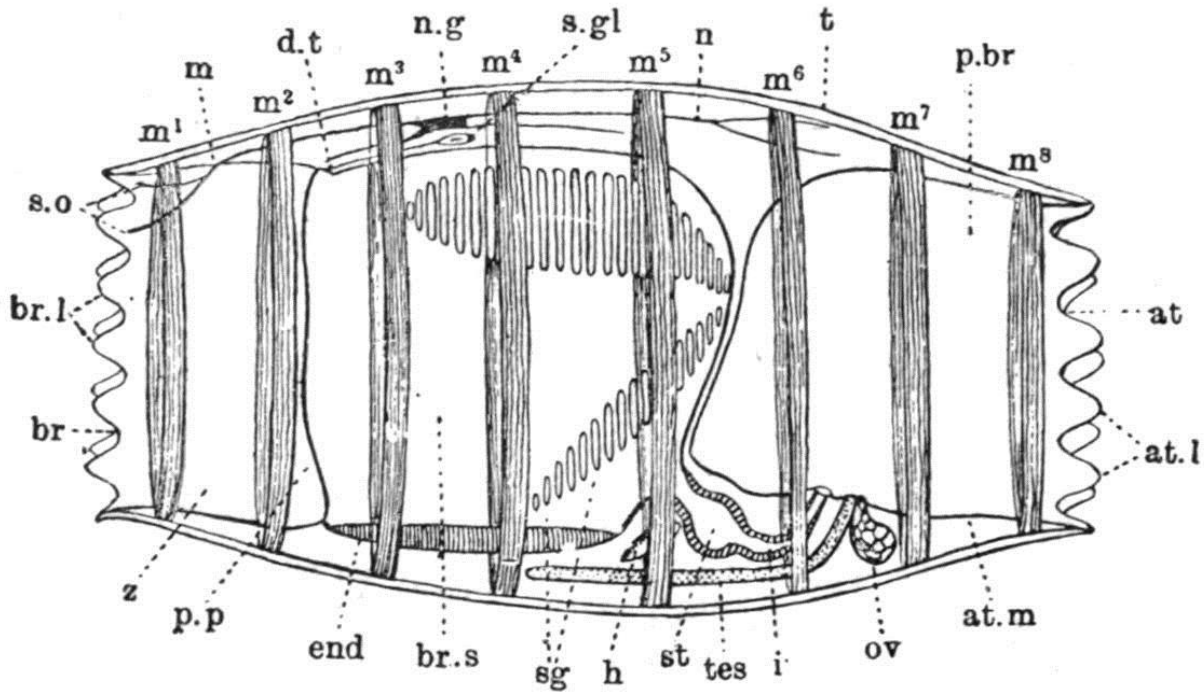
back


t'
Br
tn
t
m.f
l.o.
d.t.
n.g
ec
en.
d.l
end.
mes
br.s
Ht
stol
1. 2.
3
sg.
œs.
st.
a
tes.
at.m
cl.
At

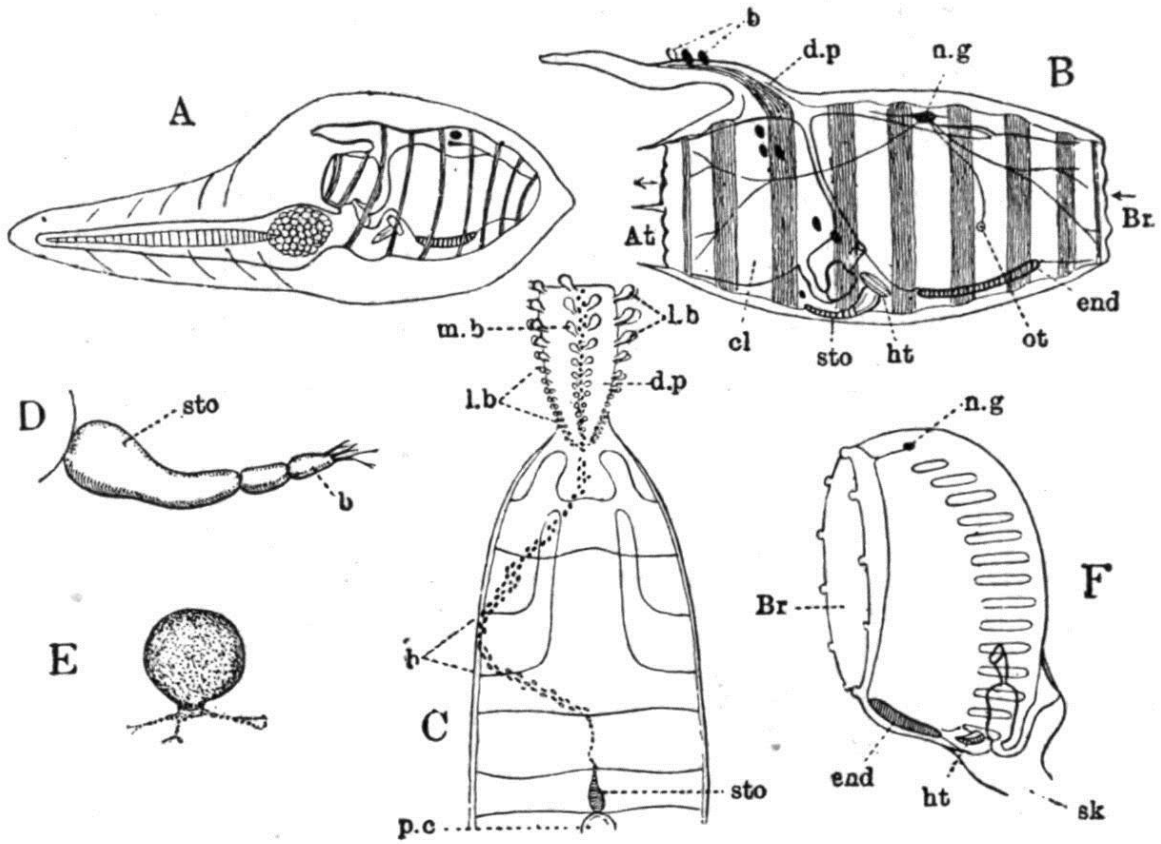
back



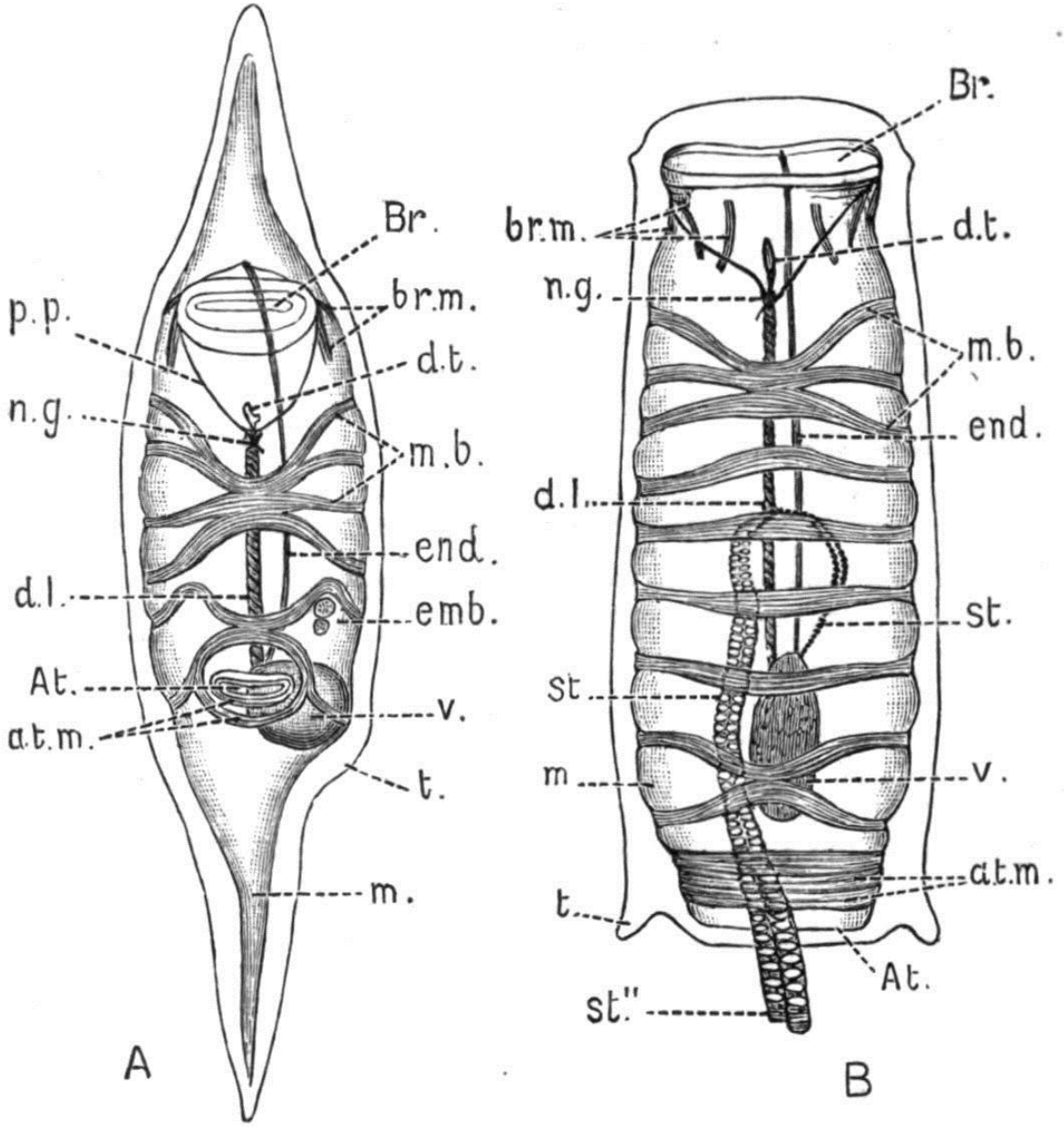
back


n.g
s.gl
d.t
n
t
m
m³
m⁴
m⁵
m⁶
p.br
m²
m¹
m⁷
m⁸
s.o
br.l
at
br
at.l
z
p.p
end
br.s
sg
h
st
tes
i
ov
at.m

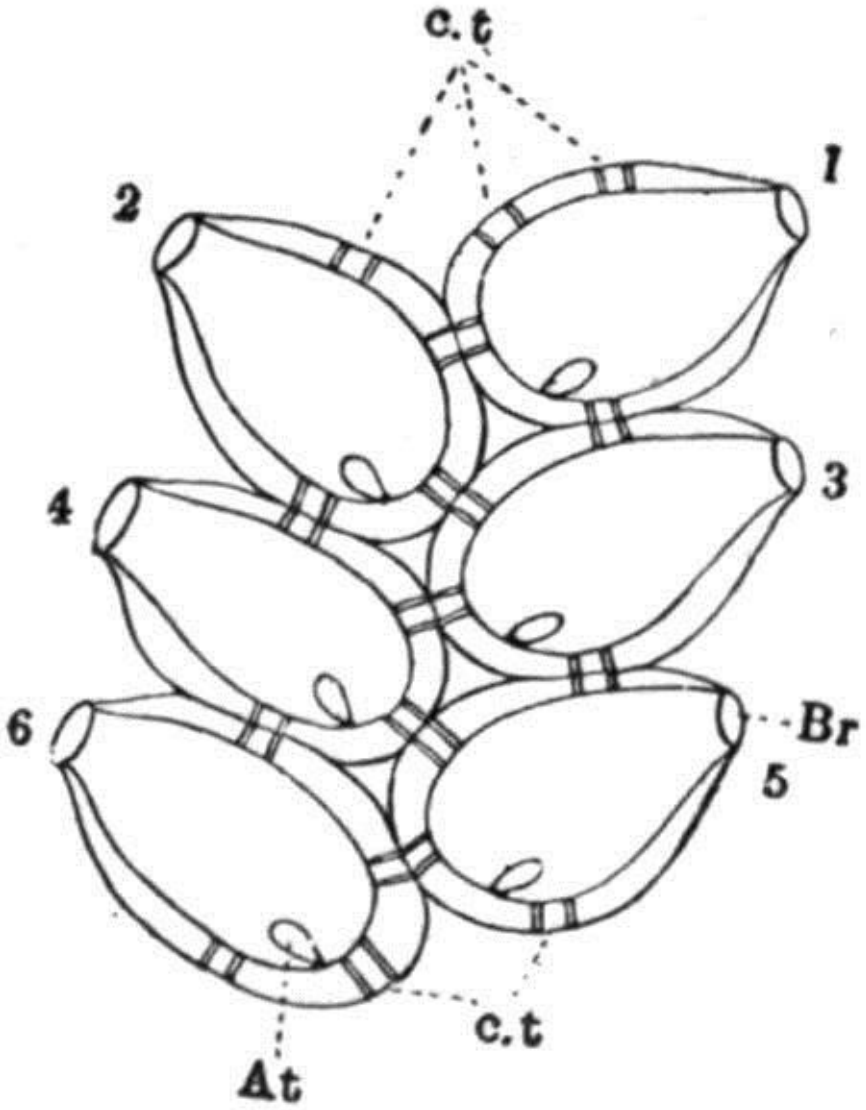
back


A
B
b
d.p
n.g
At
Br
end
cl
sto
ht
ot
m.b
l.b
d.p
D
sto
b
E
C
b
sto
p.c
F
n.g
Br
end
ht
sk

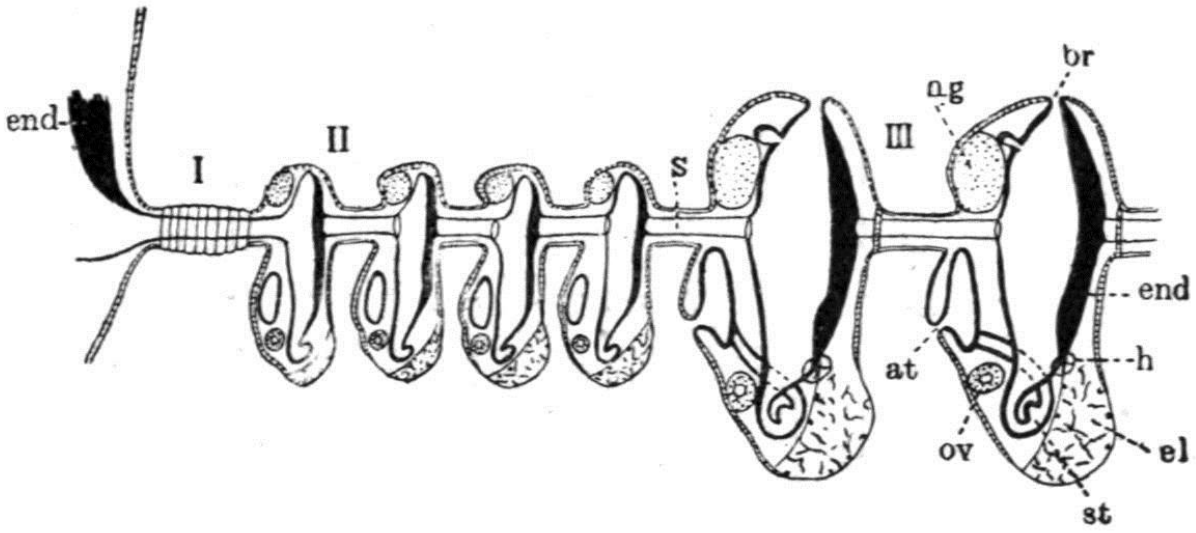
back


Br.
br.m.
p.p.
d.t.
n.g.
m.b.
end.
d.l.
emb.
At.
v.
at.m.
t.
m.
A
Br.
br.m.
d.t.
n.g.
m.b.
end.
d.l.
st.
St
m
v.
at.m.
t.
At.
st''
B

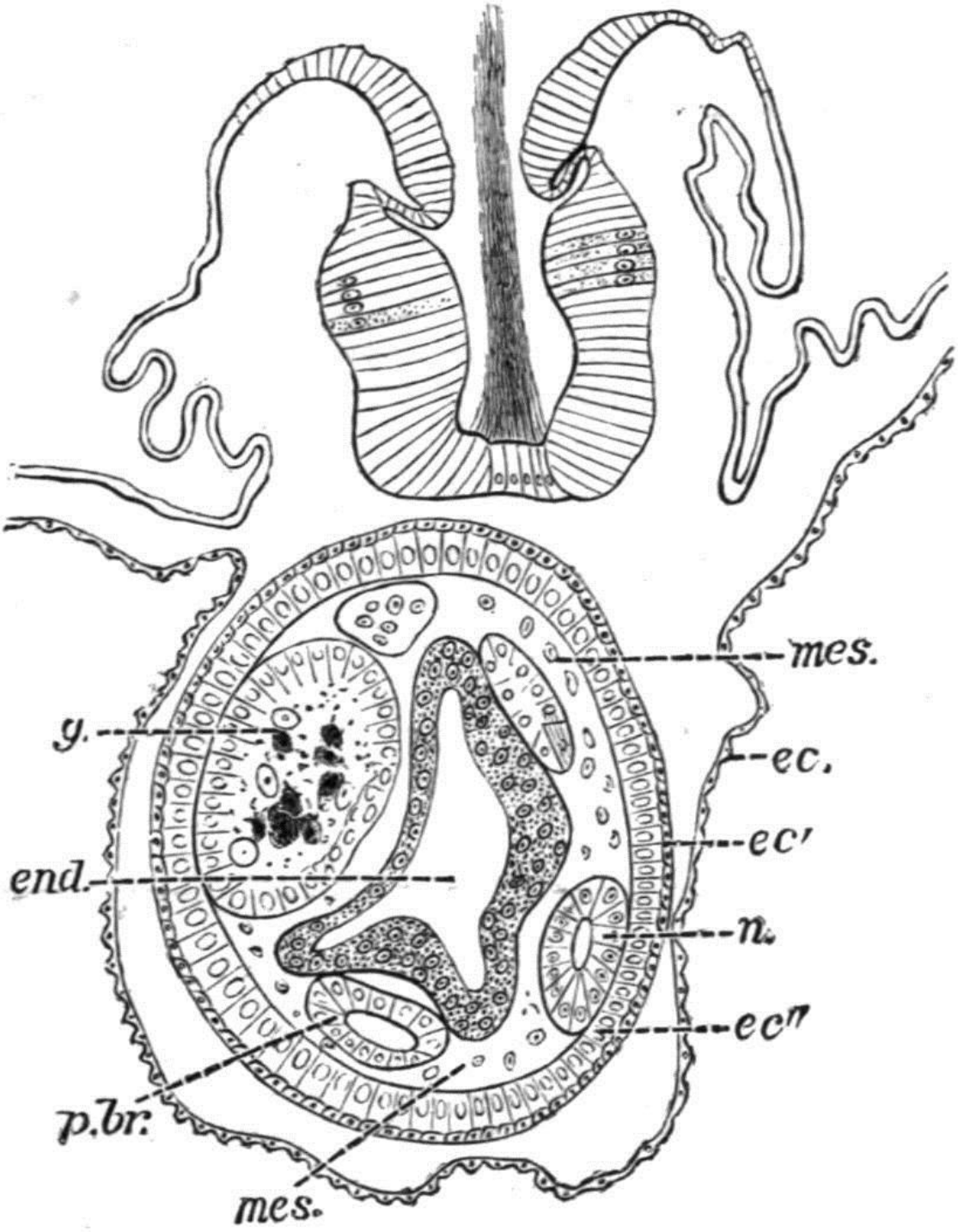
back



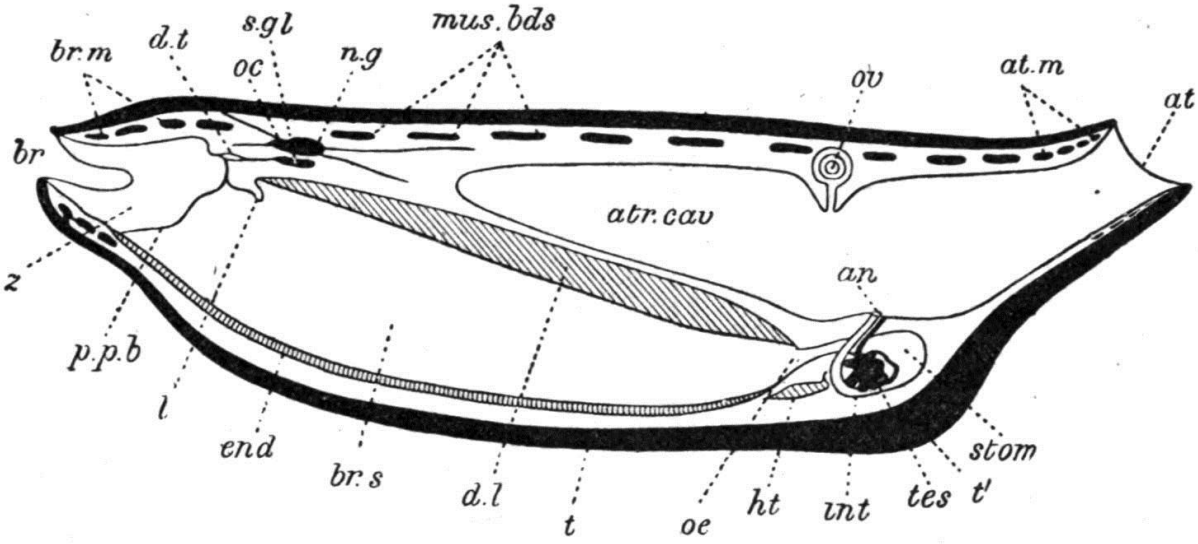
back



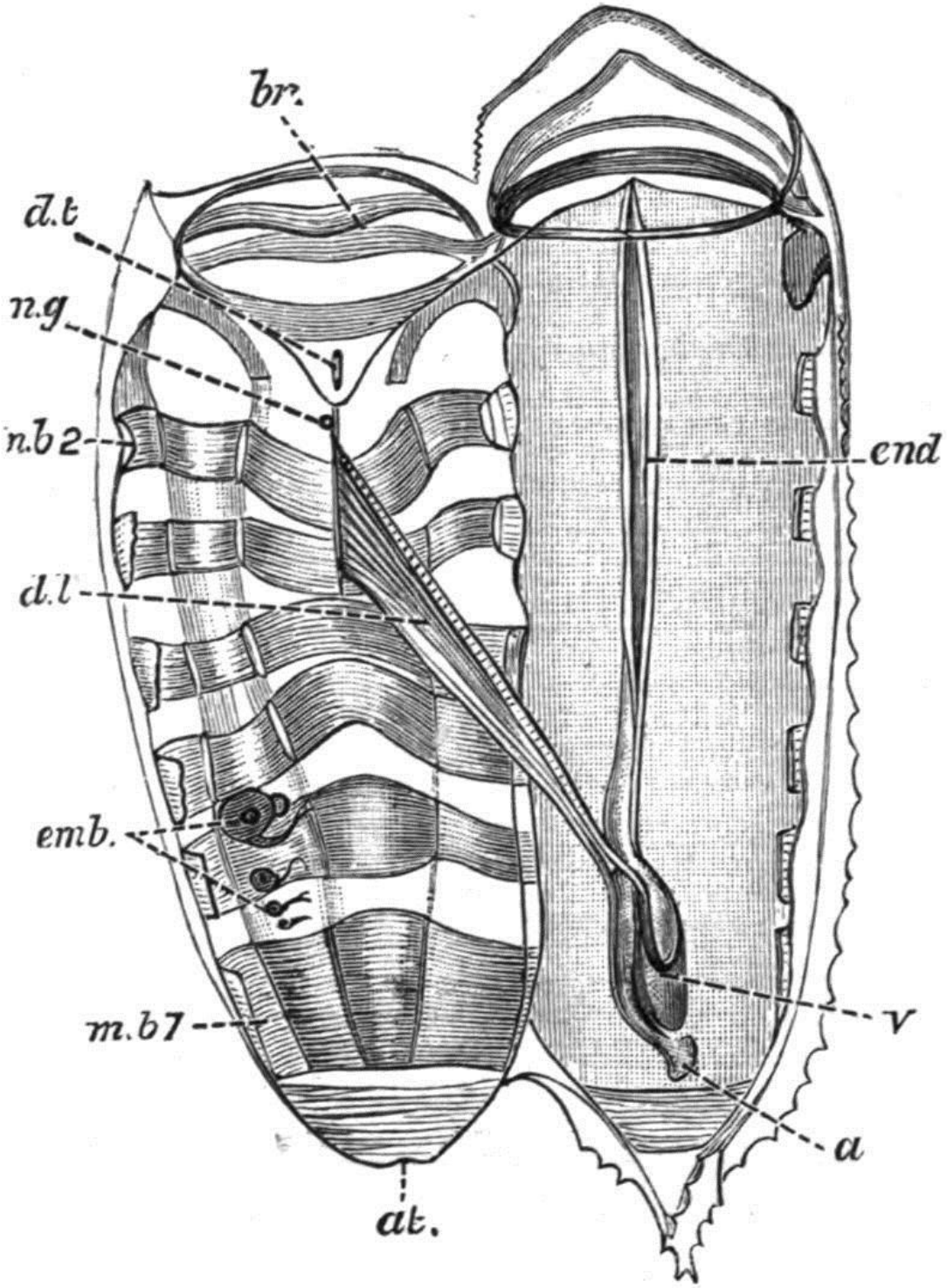
back



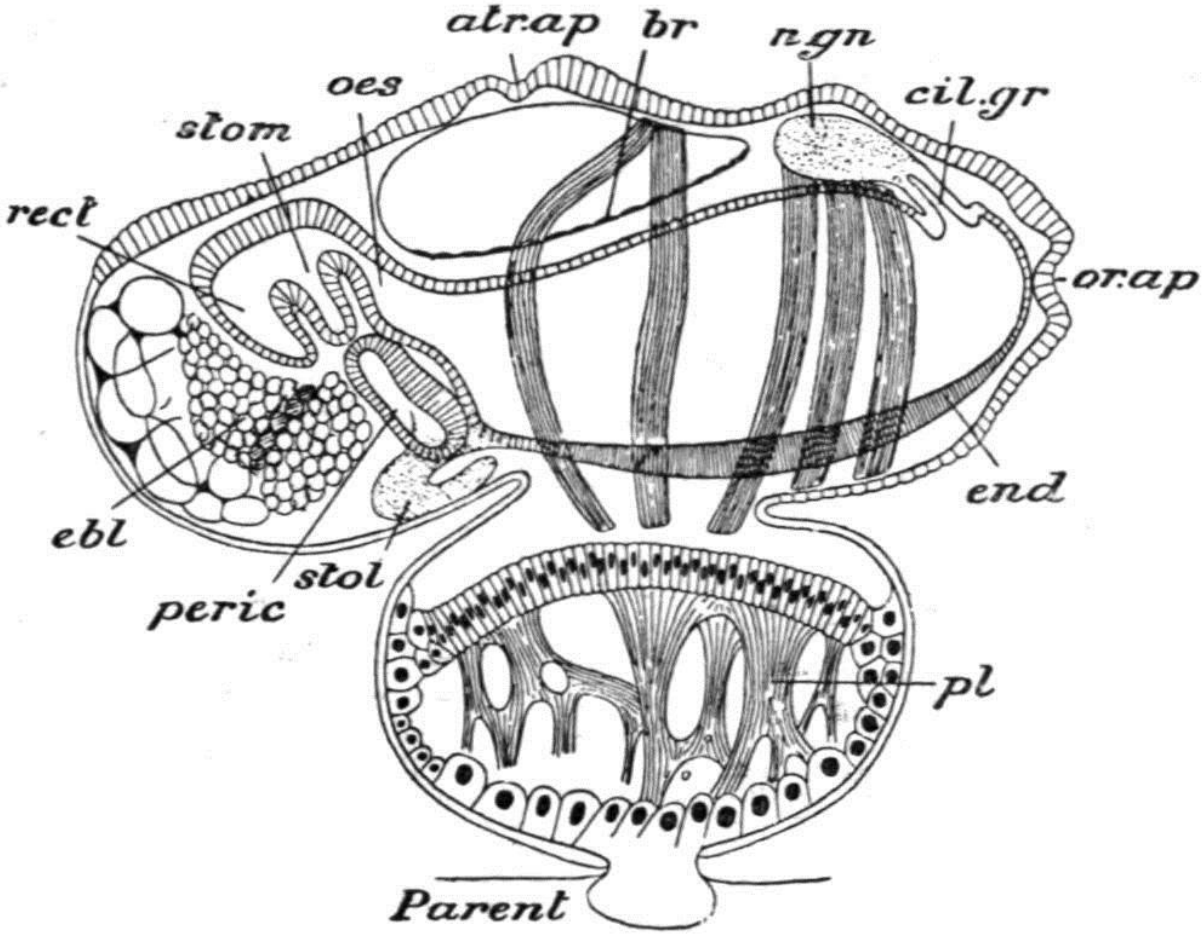
back


br.m
d.t
s.gl
oc
n.g
mus.bds
ov
at.m
at
br
atr.cav
an
z
p.p.b
l
end
br.s
d.l
t
oe
ht
int
tes
t'
stom

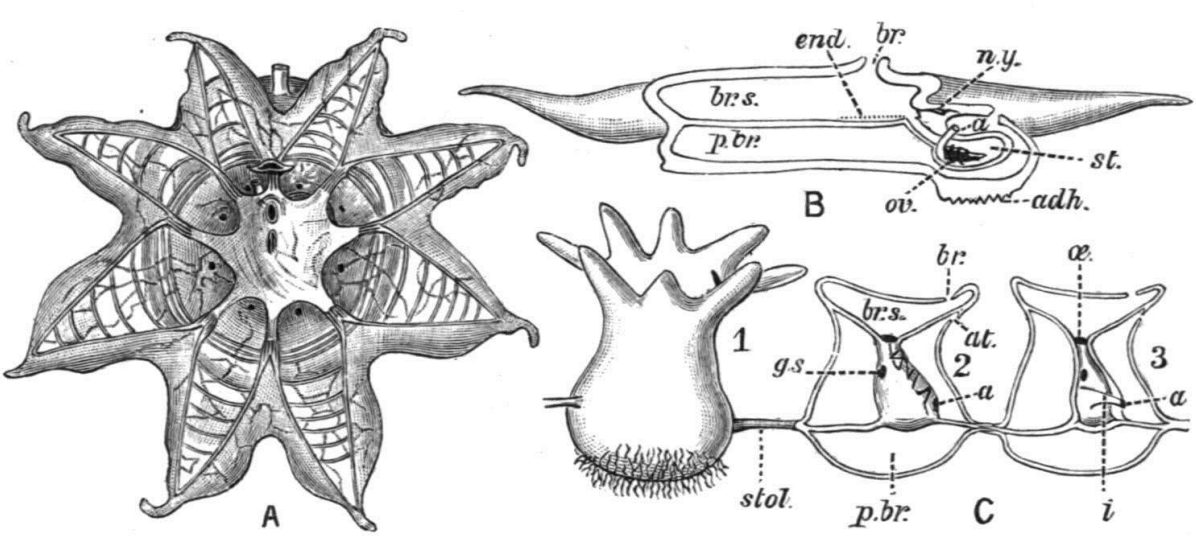
back



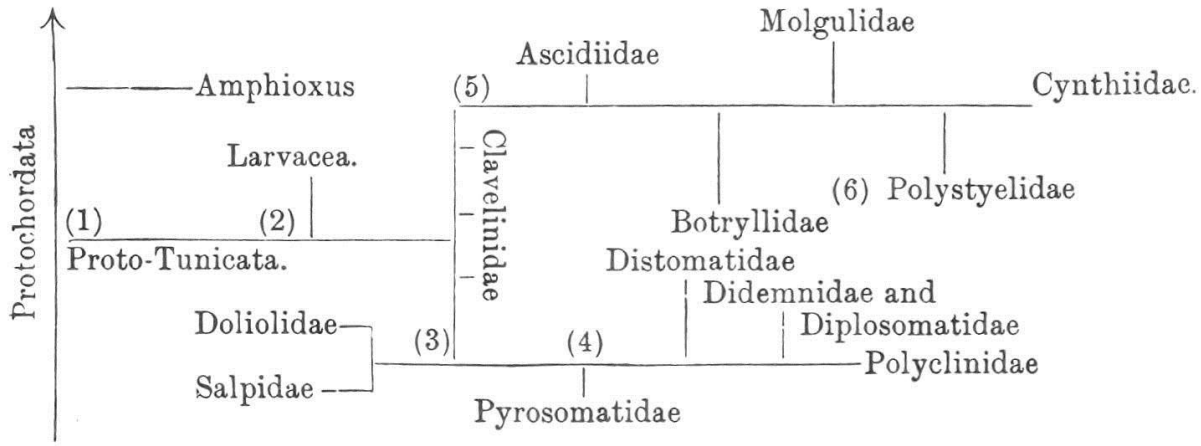
back


atr.ap
br
r.gn
oes
cil.gr
stom
rect
or.ap
end
ebl
stol
peric
pl
Parent

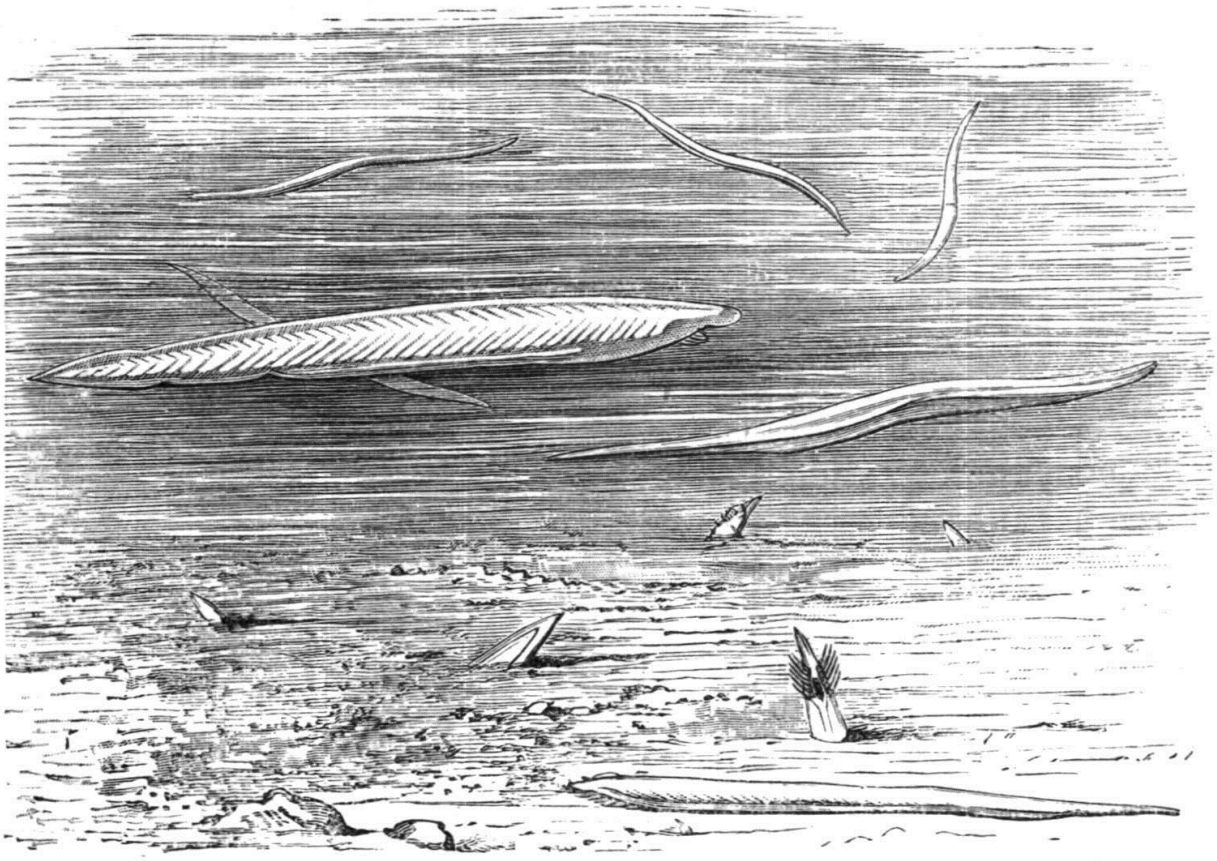
back



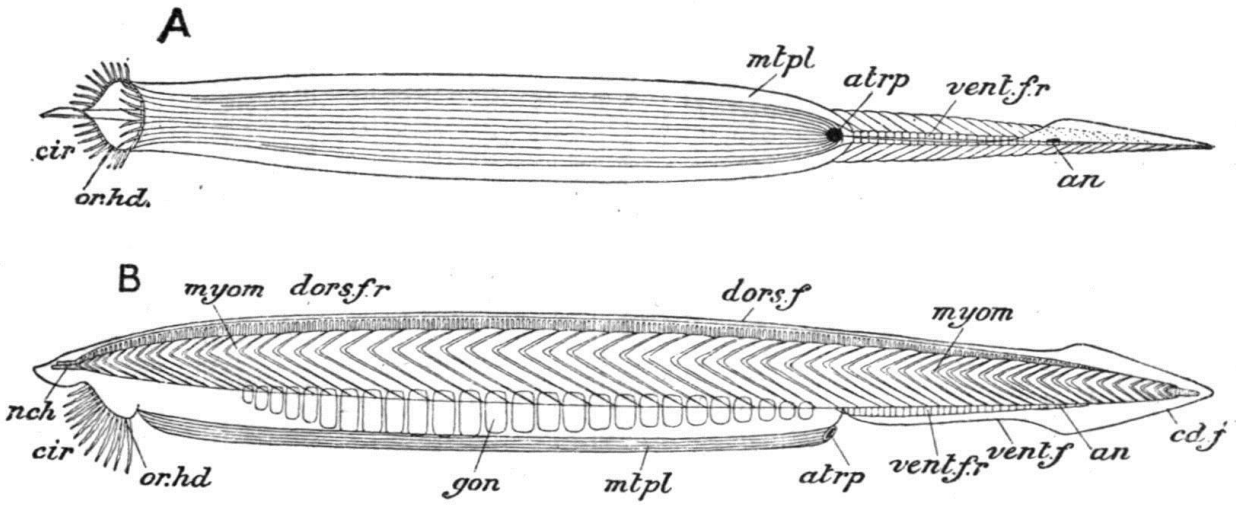
back


Protochordata
Amphioxus
Larvacea.
(1)
(2)
Proto-Tunicata.
Doliolidae
Salpidae
(3)
Clavelinidae
(4)
Pyrosomatidae
(5)
Ascidiidae
Molgulidae
Cynthiidae.
Botryllidae
(6) Polystyelidae
Distomatidae
Didemnidae and
Diplosomatidae
Polyclinidae

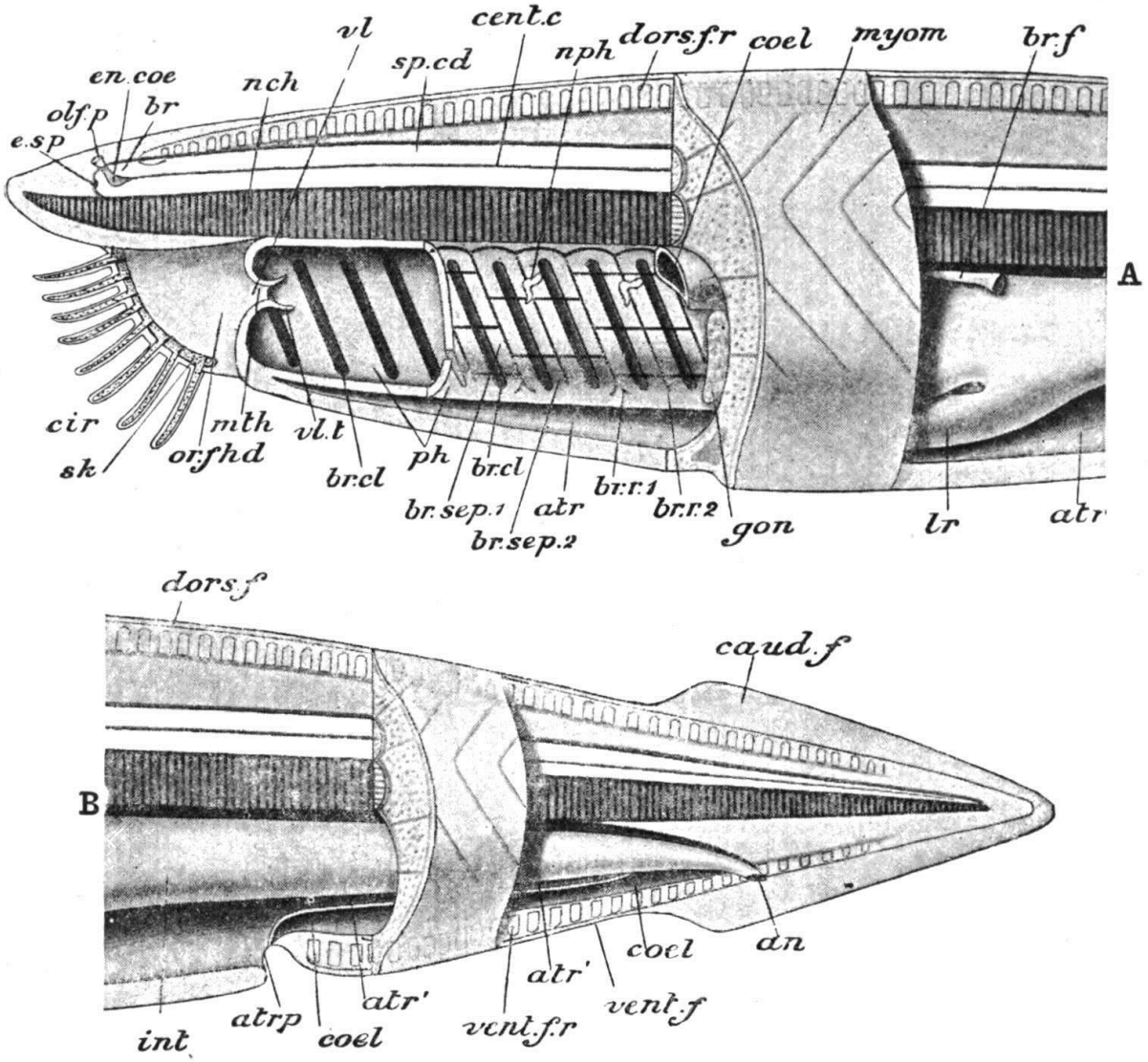
back



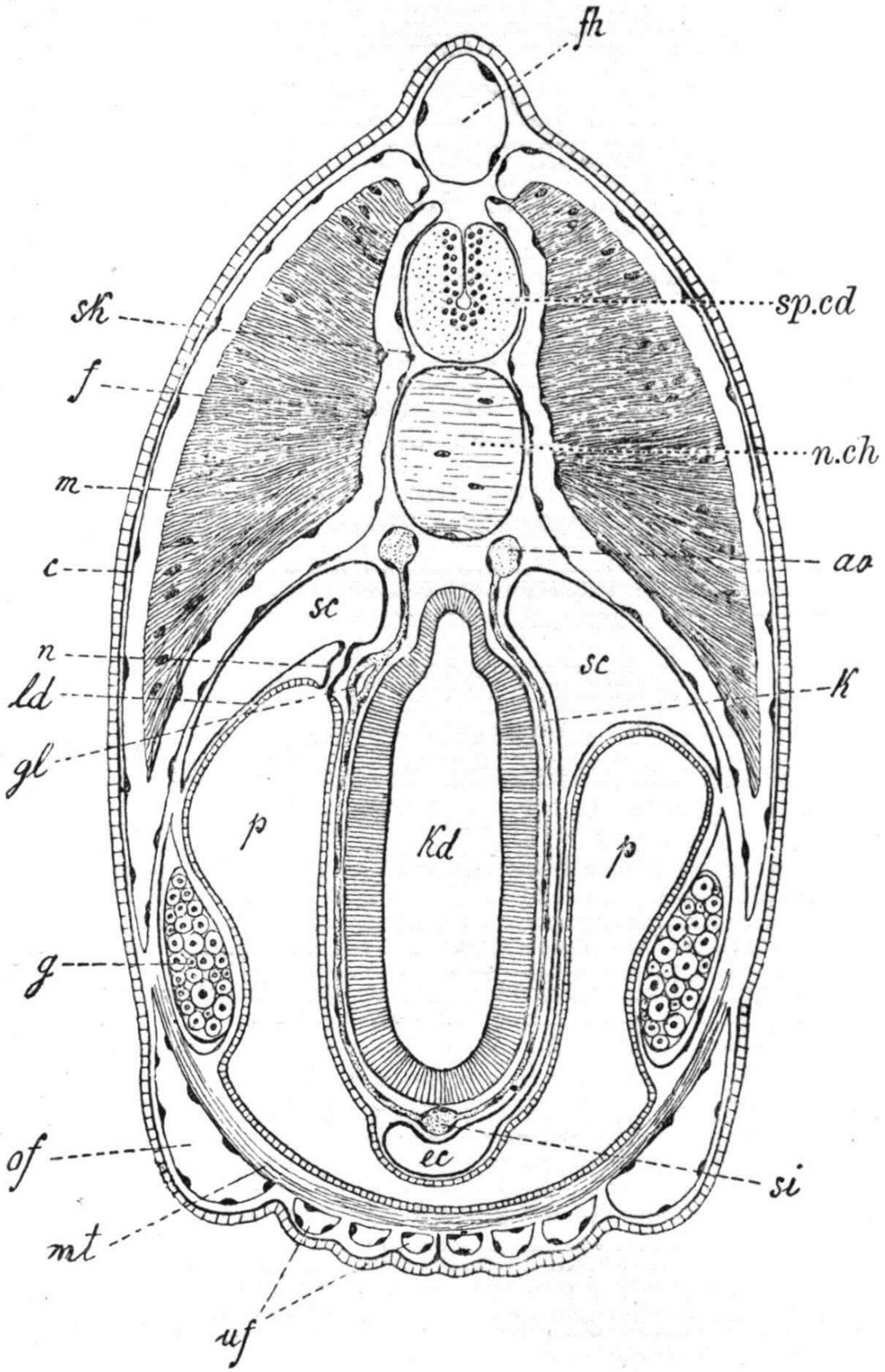
back


A
mtpl
atrp
vent.f.r
cir
an
or.hd.
B
myom
dors.f.r
dors.f
myom
nch
cir
or.hd
gon
mtpl
atrp
vent.f.r
vent.f
an
cd.f

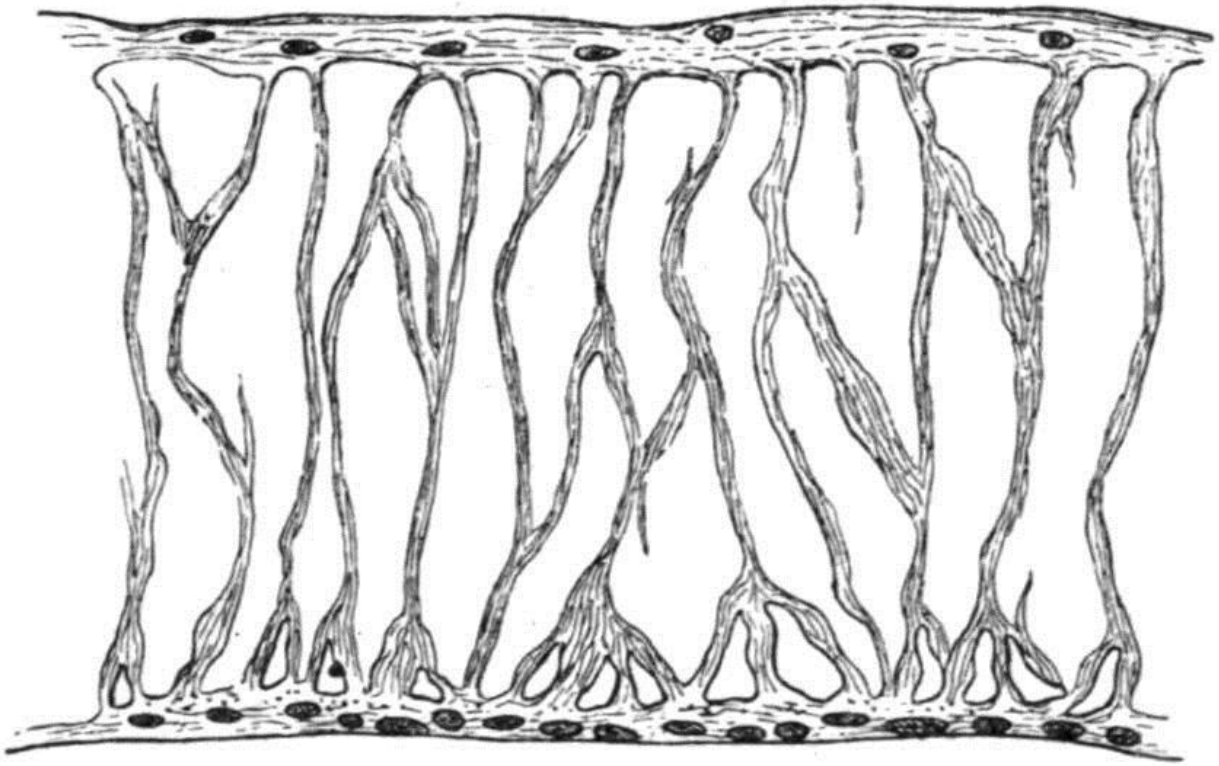
back


vl
cent.c
dors.f.r
coel
myom
br.f
sp.cd
nph
en.coe
nch
olf.p
br
e.sp
A
cir
mth
vl.t
sk
or.fhd
br.cl
ph
br.cl
br.r.1
br.sep.1
atr
br.r.2
br.sep.2
gon
lr
atr
dors.f
caud.f
B
an
coel
atr'
atr'
vent.f
atrp
vent.f.r
coel
int

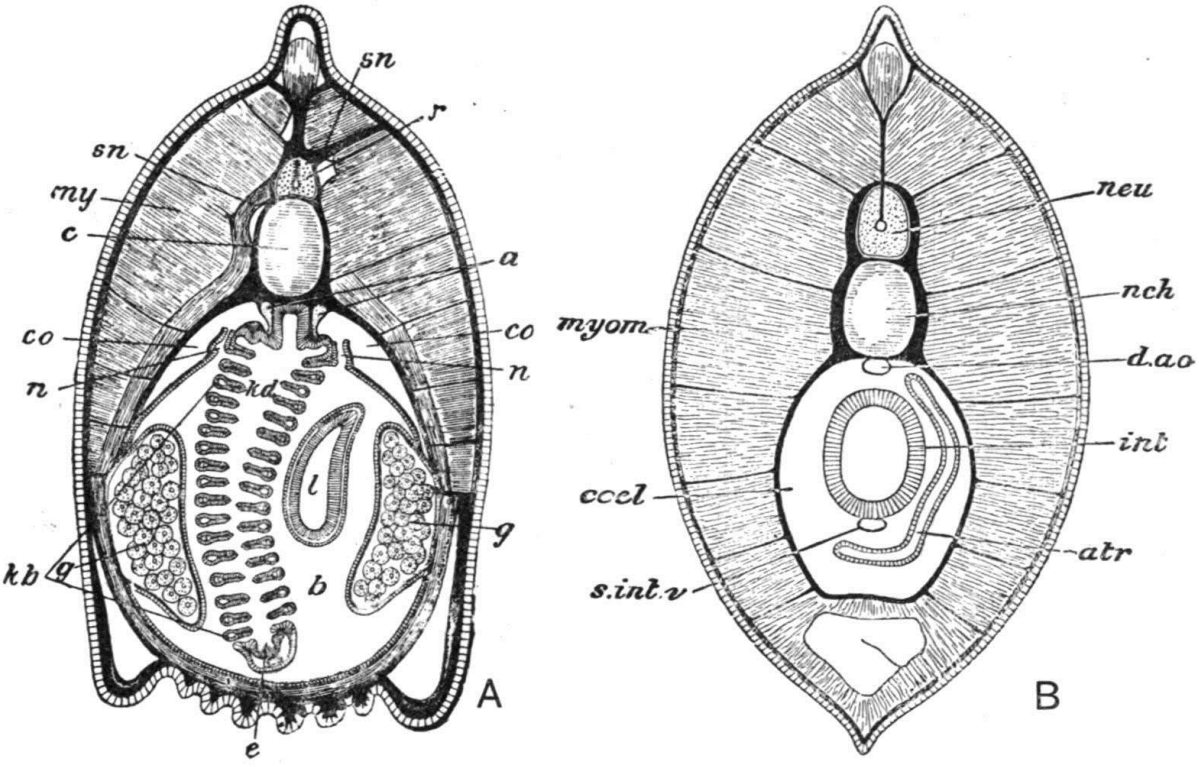
back



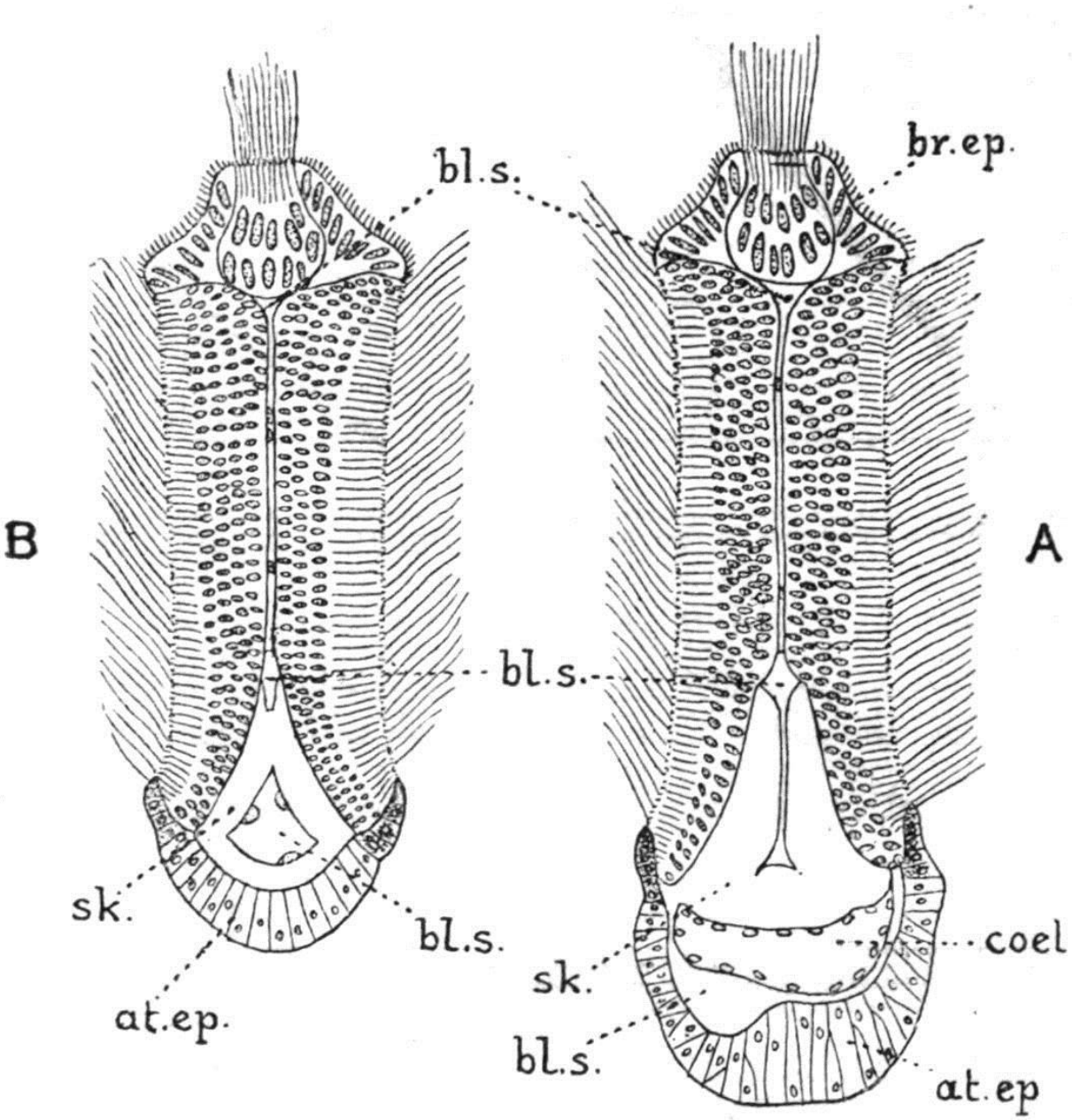
back



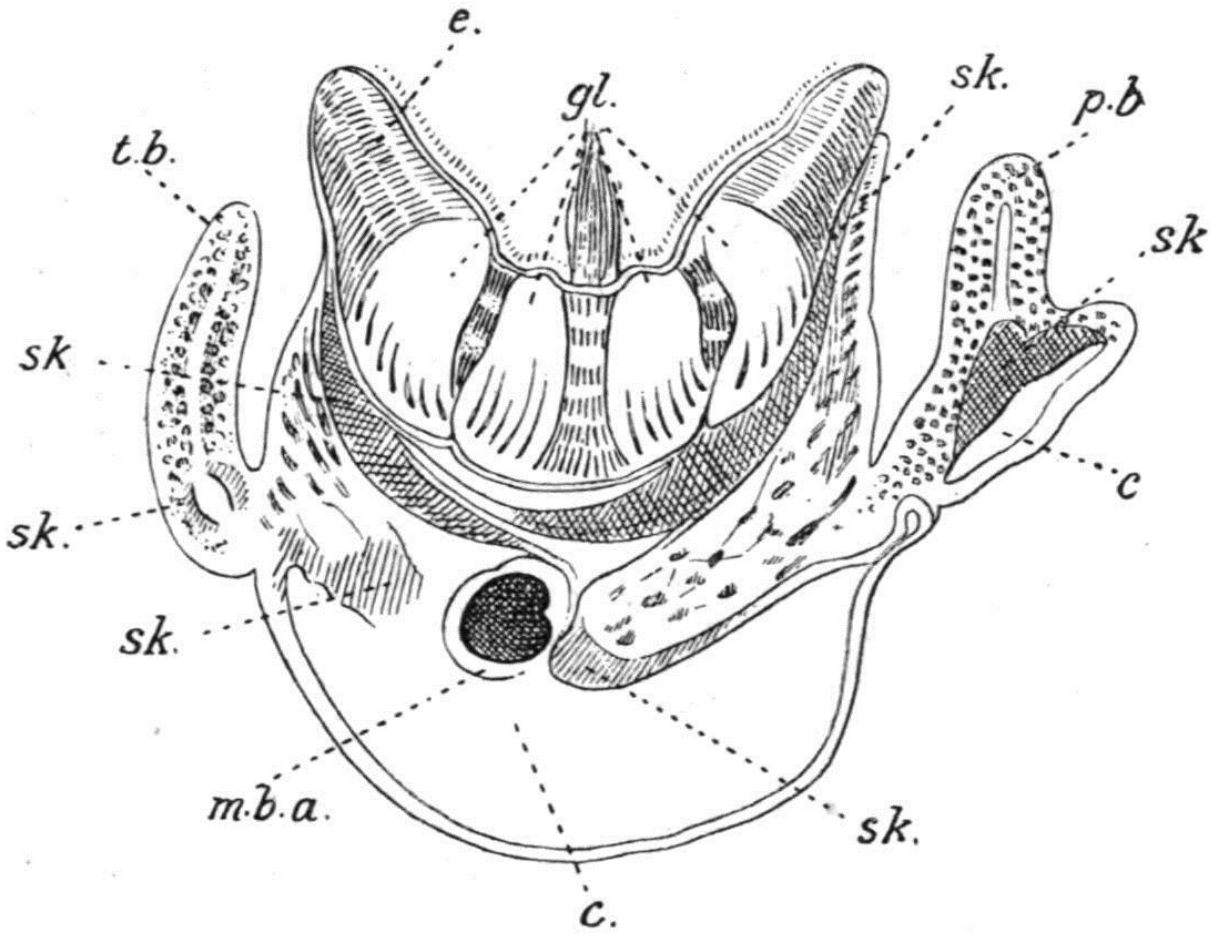
back


sn
r
sn
my
c
a
co
co
n
n
kd
l
g
kb
g
b
e
A
neu
nch
myom
d.ao
int
ccel
atr
s.int.v
B

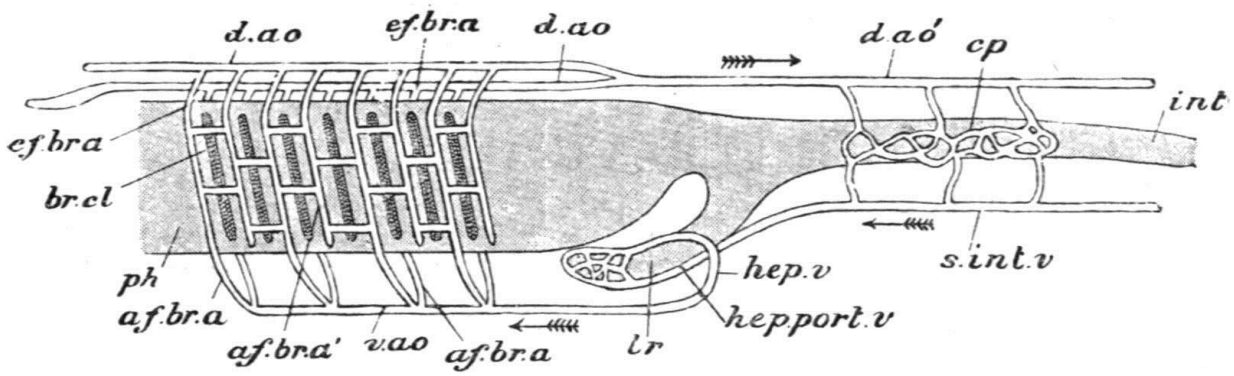
back



back



back


d.ao
ef.br.a
d.ao
d.ao'
cp
int
ef.br.a
br.cl
ph
af.br.a
af.br.a'
v.ao
af.br.a
lr
hep.v
hep.port.v
s.int.v

back

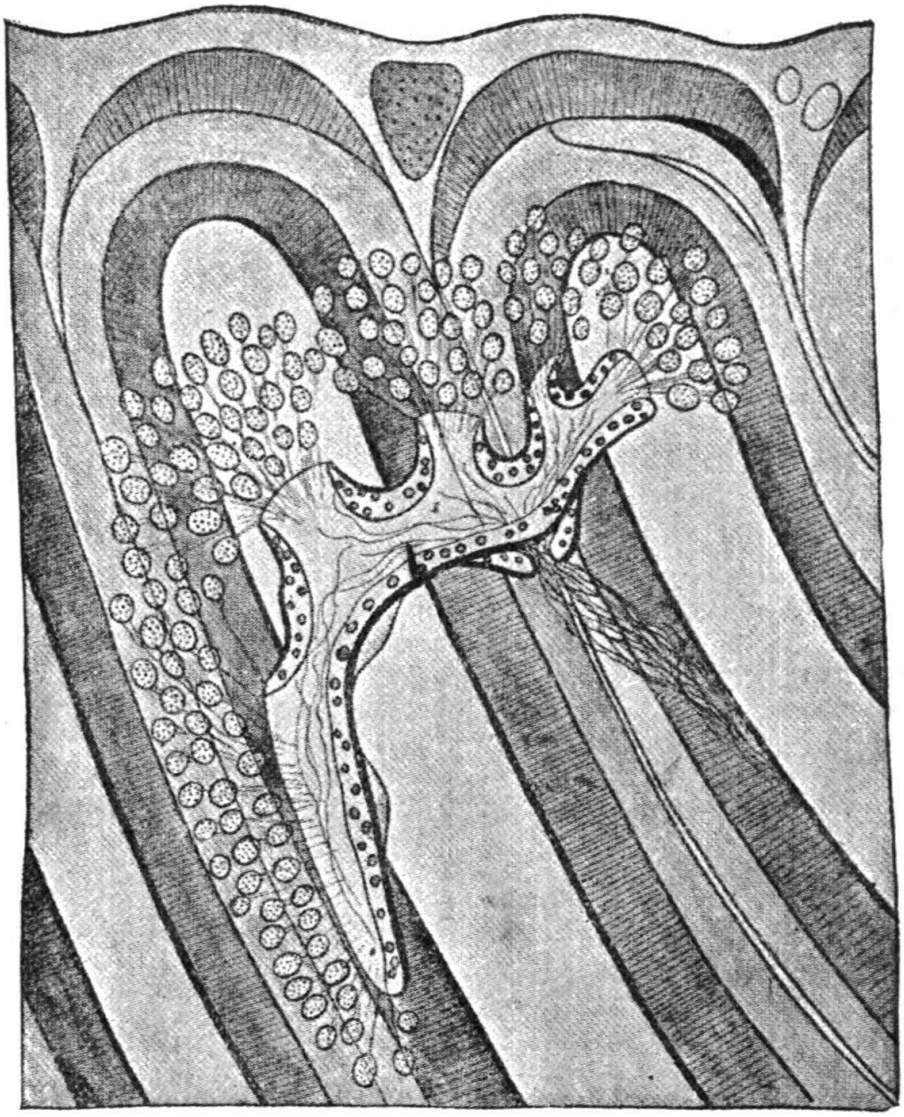
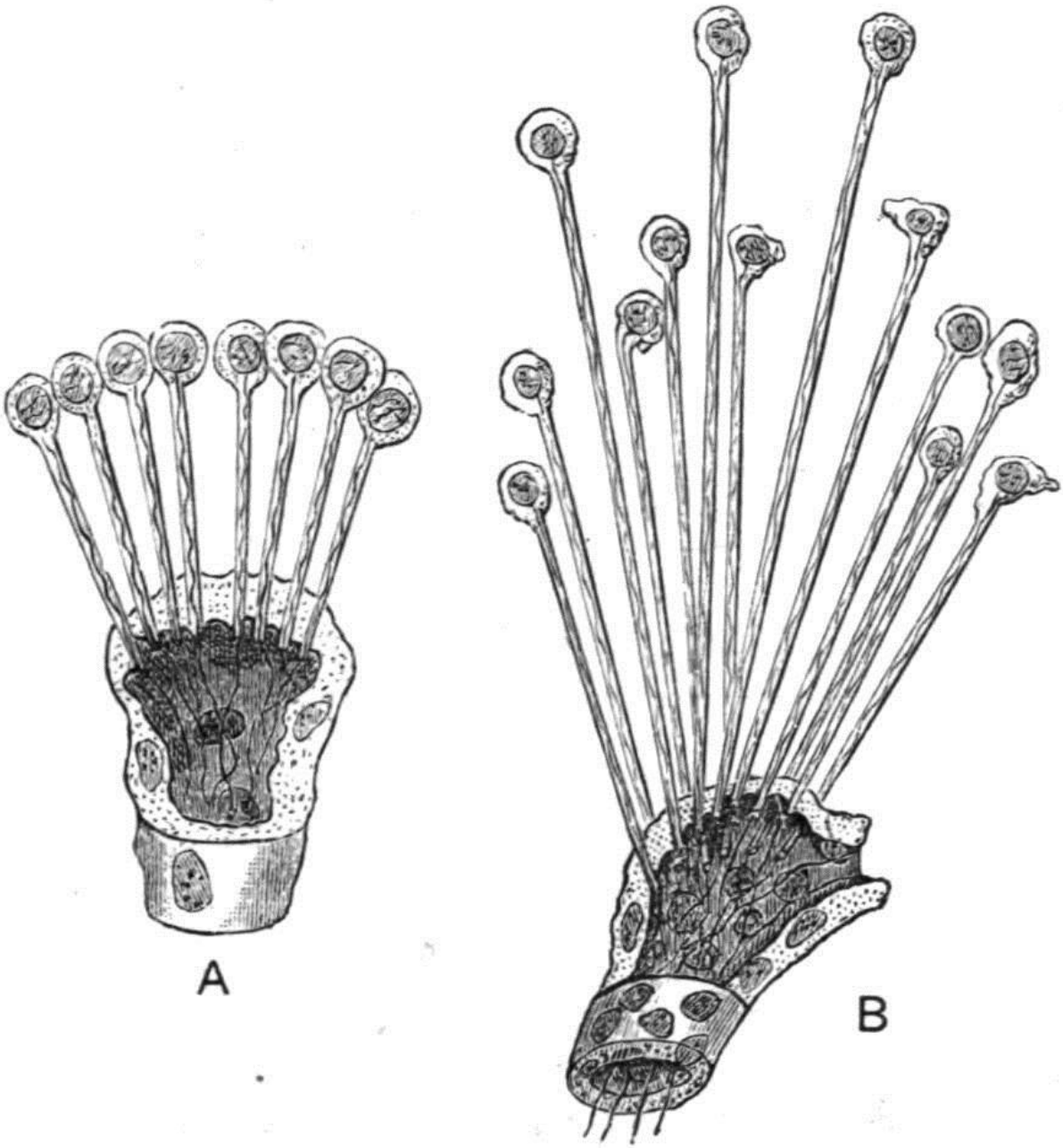
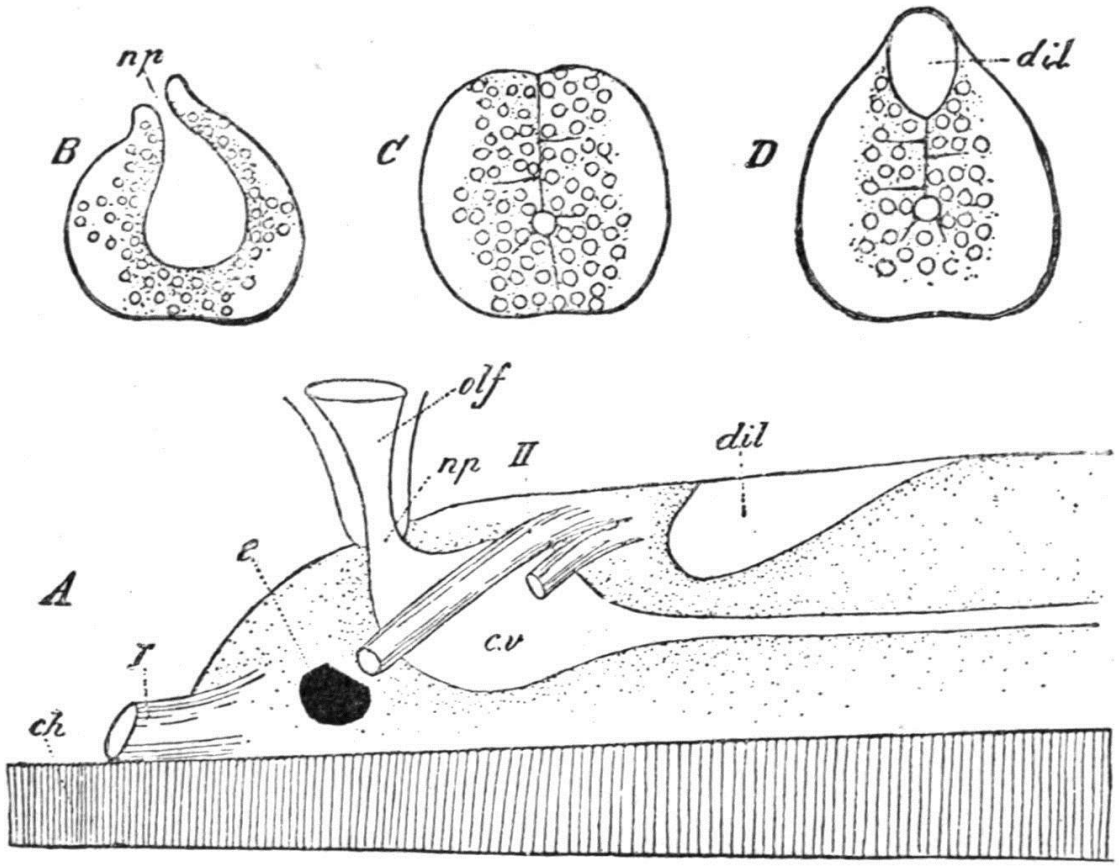


FIG. 78.—*Branchiostoma lanceolatum.* A nephridium of the left side with part of the wall of the pharynx, as seen alive, highly magnified. (From Willey, after Boveri.)

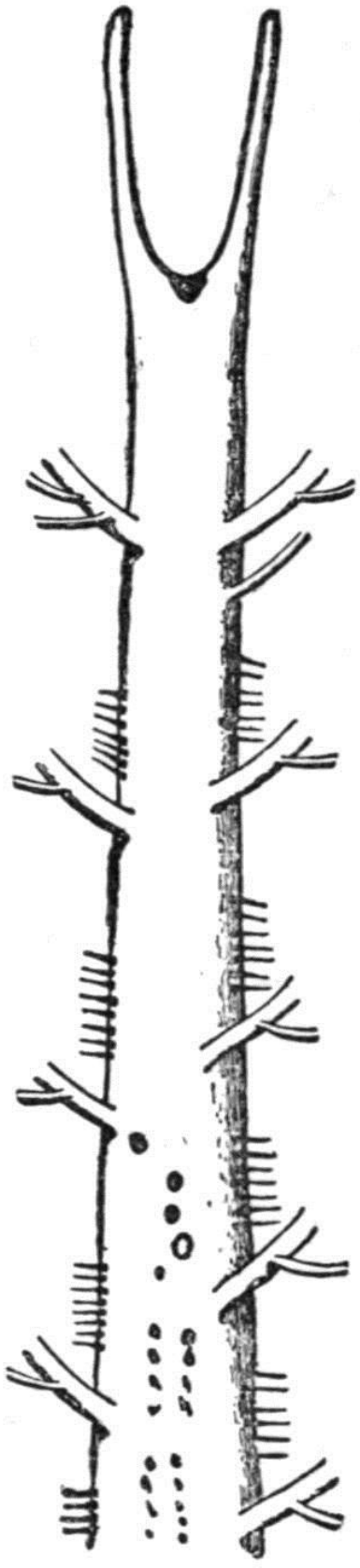
back



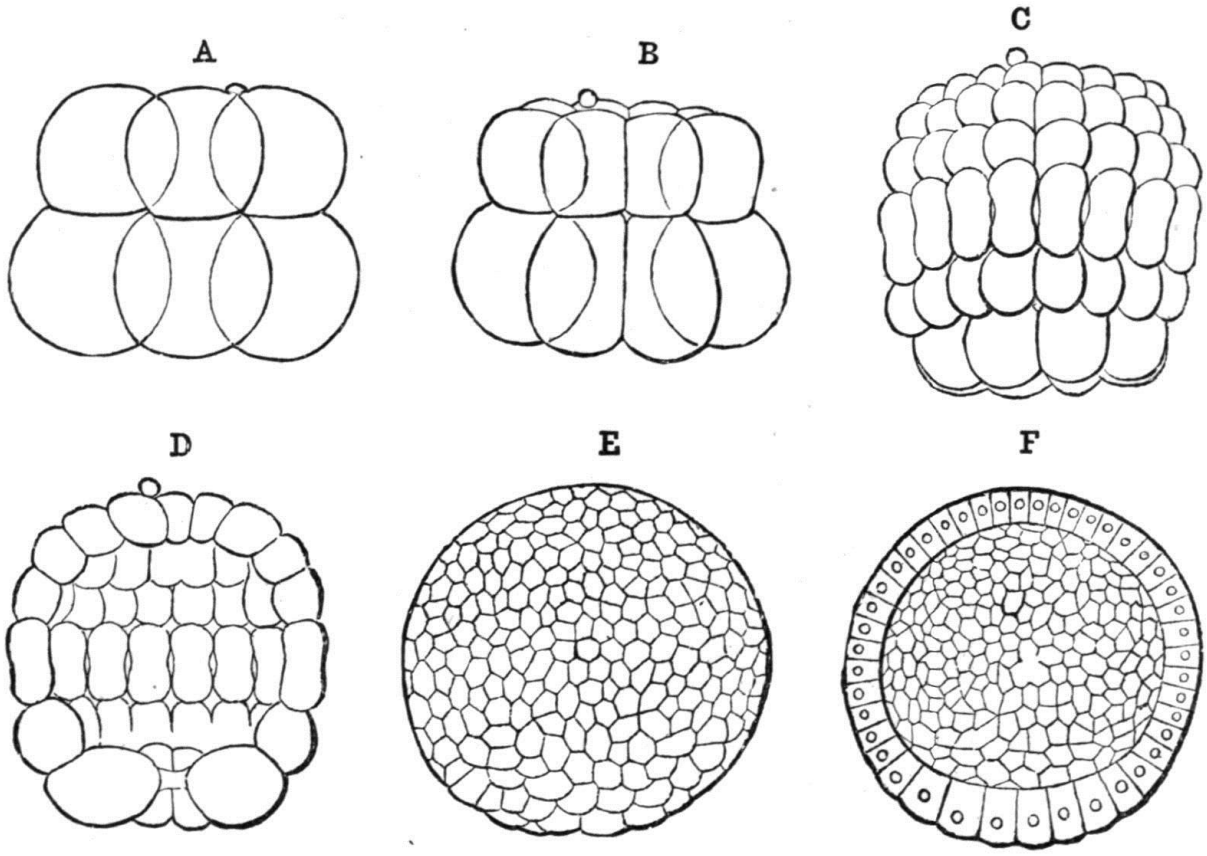
back



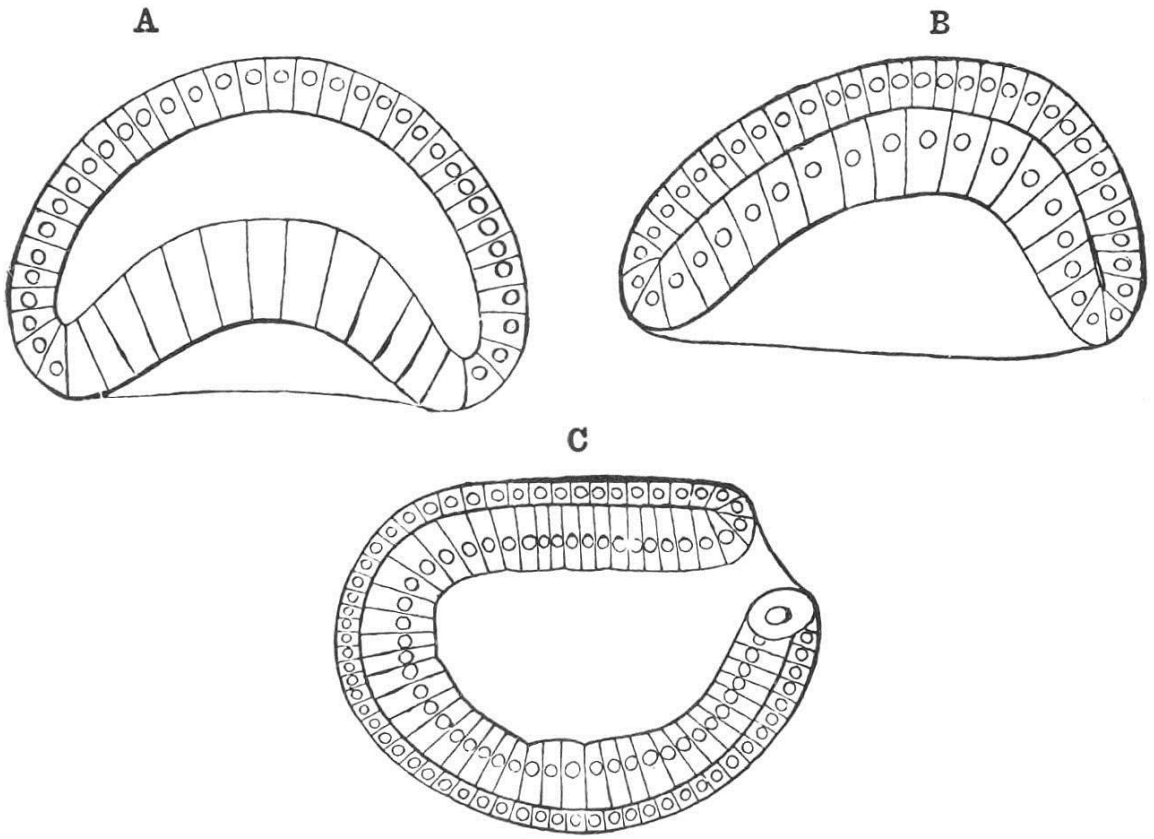
back



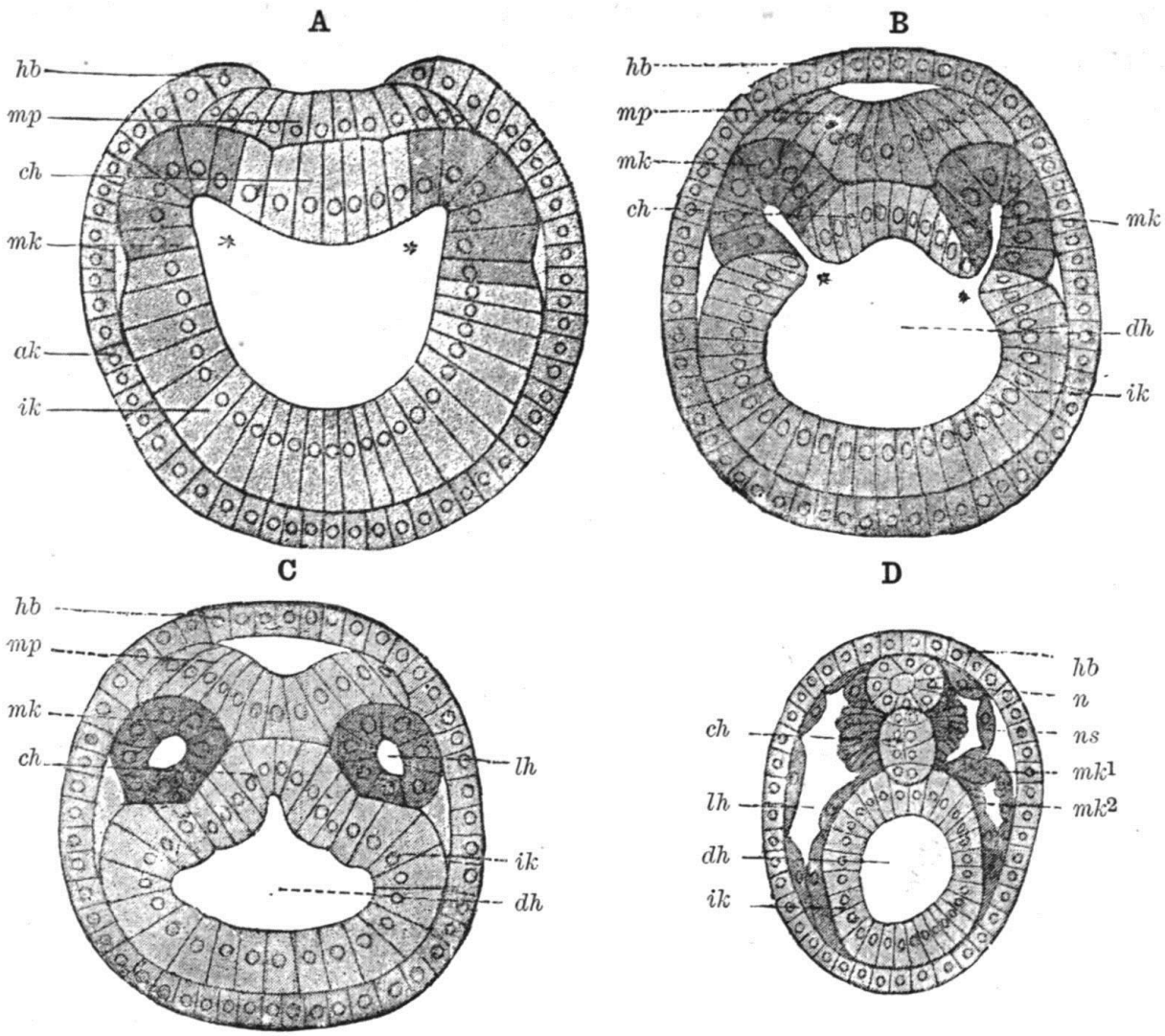
back



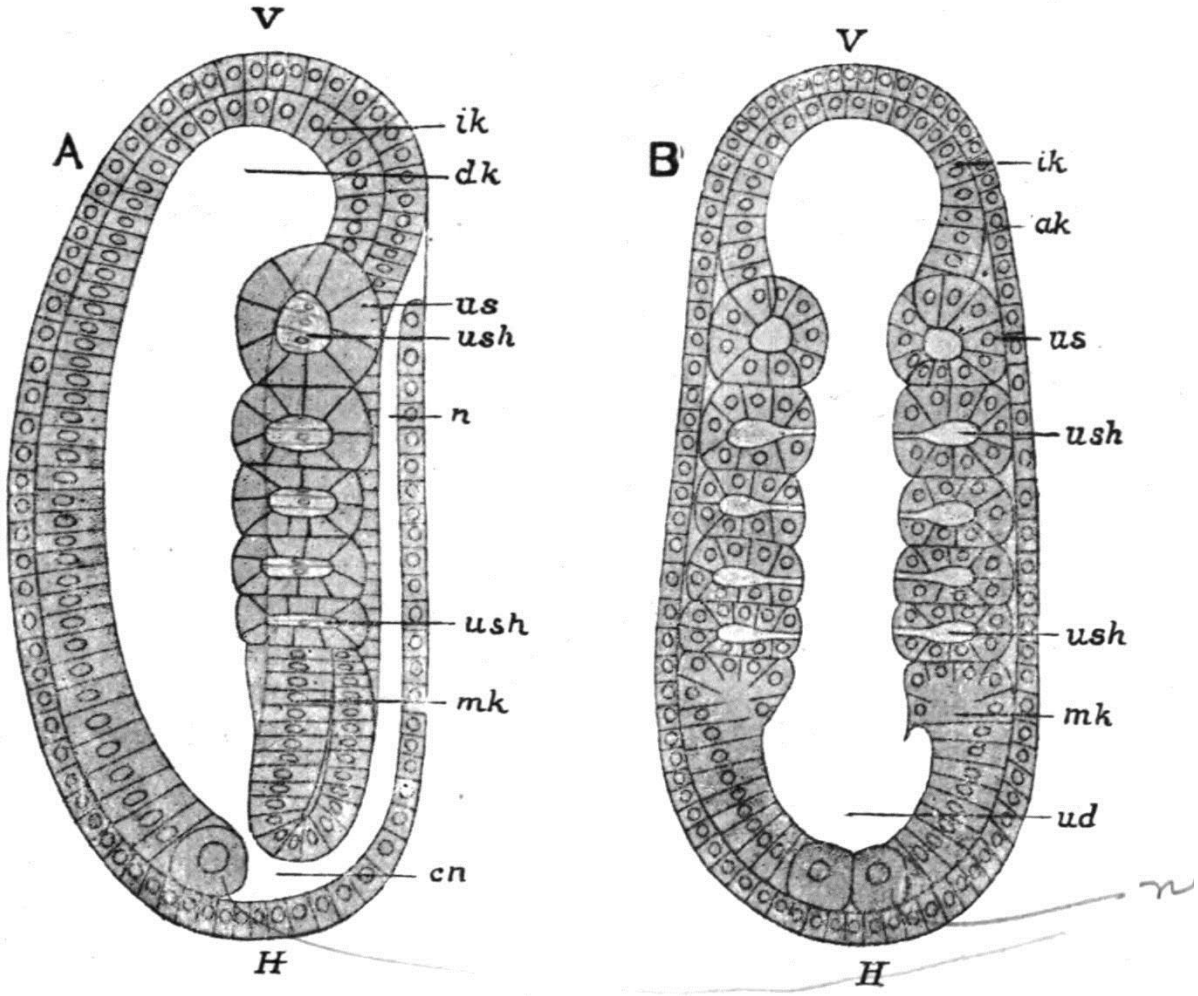
back



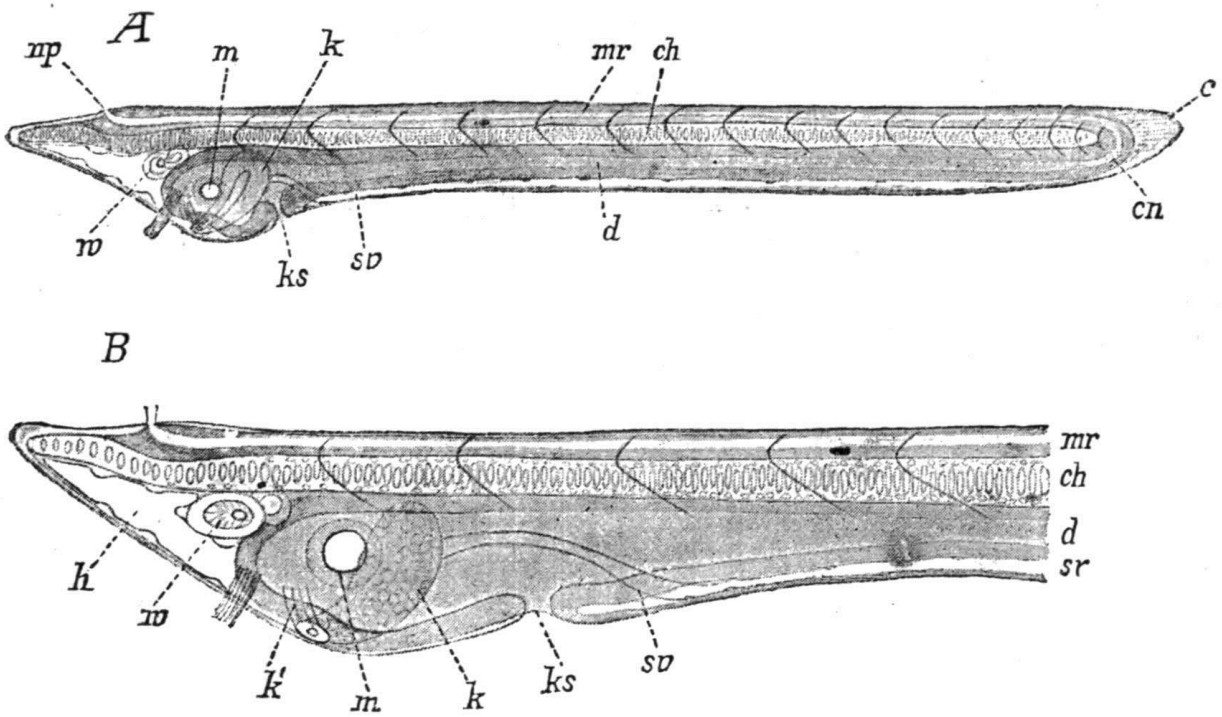
back


A
hb
mp
ch
mk
ak
ik
B
hb
mp
mk
ch
mk
dh
ik
C
hb
mp
mk
ch
lh
ik
dh
D
hb
n
ns
mk1
mk2
ch
lh
dh
ik

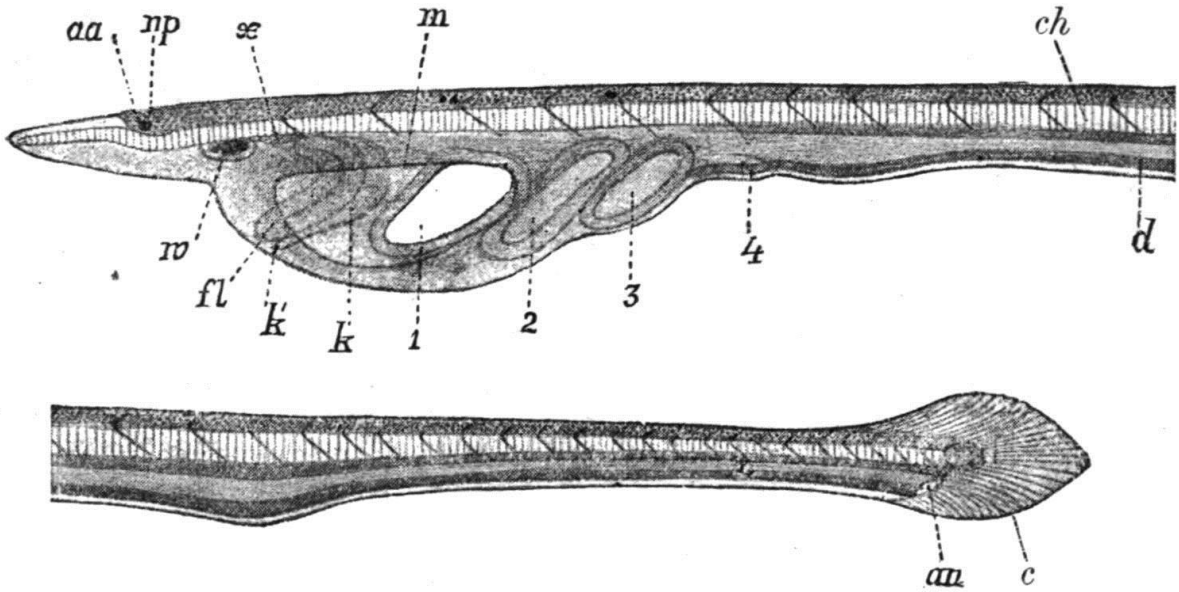
back



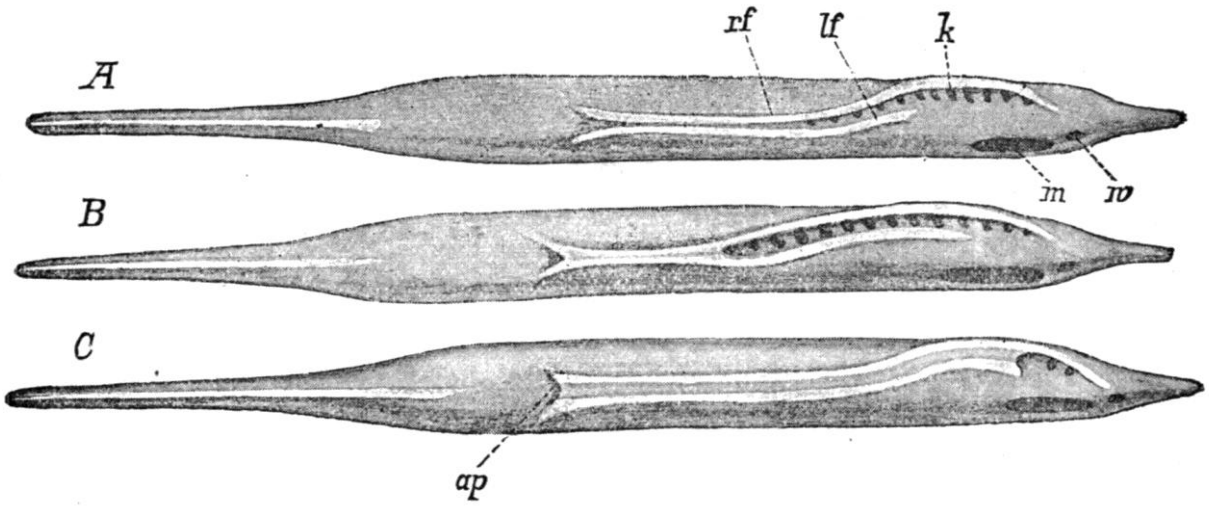
back



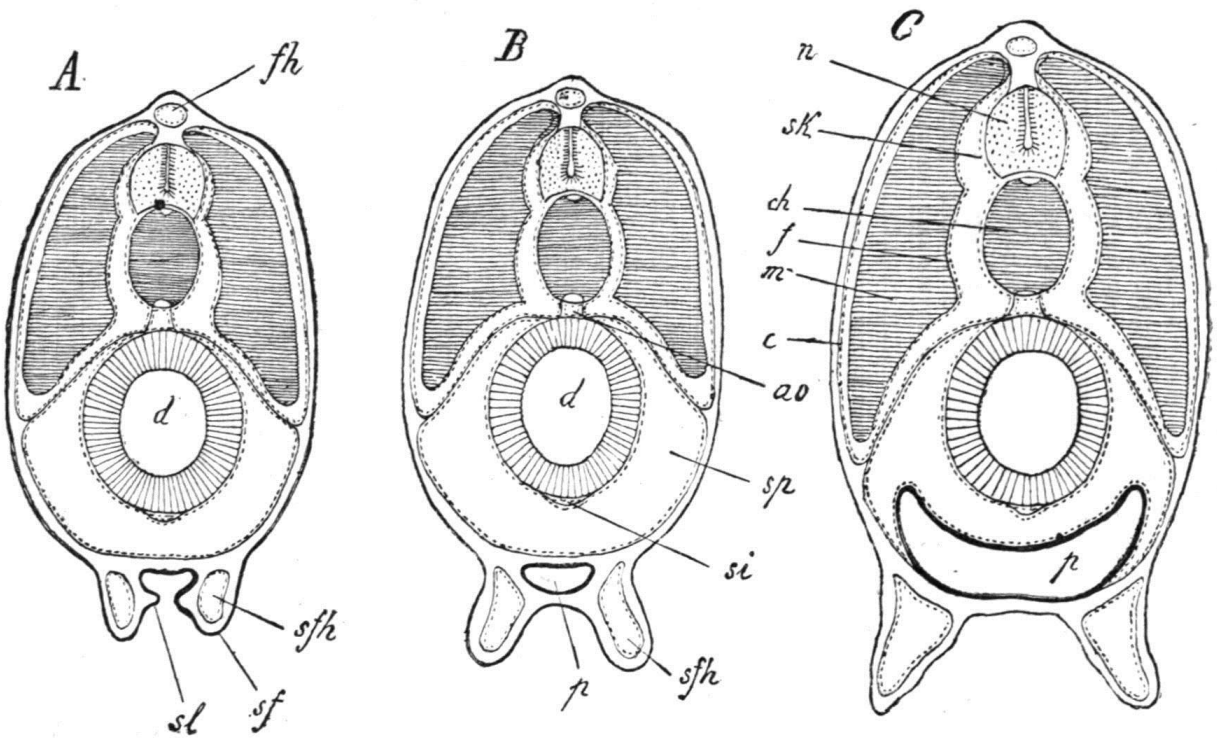
back



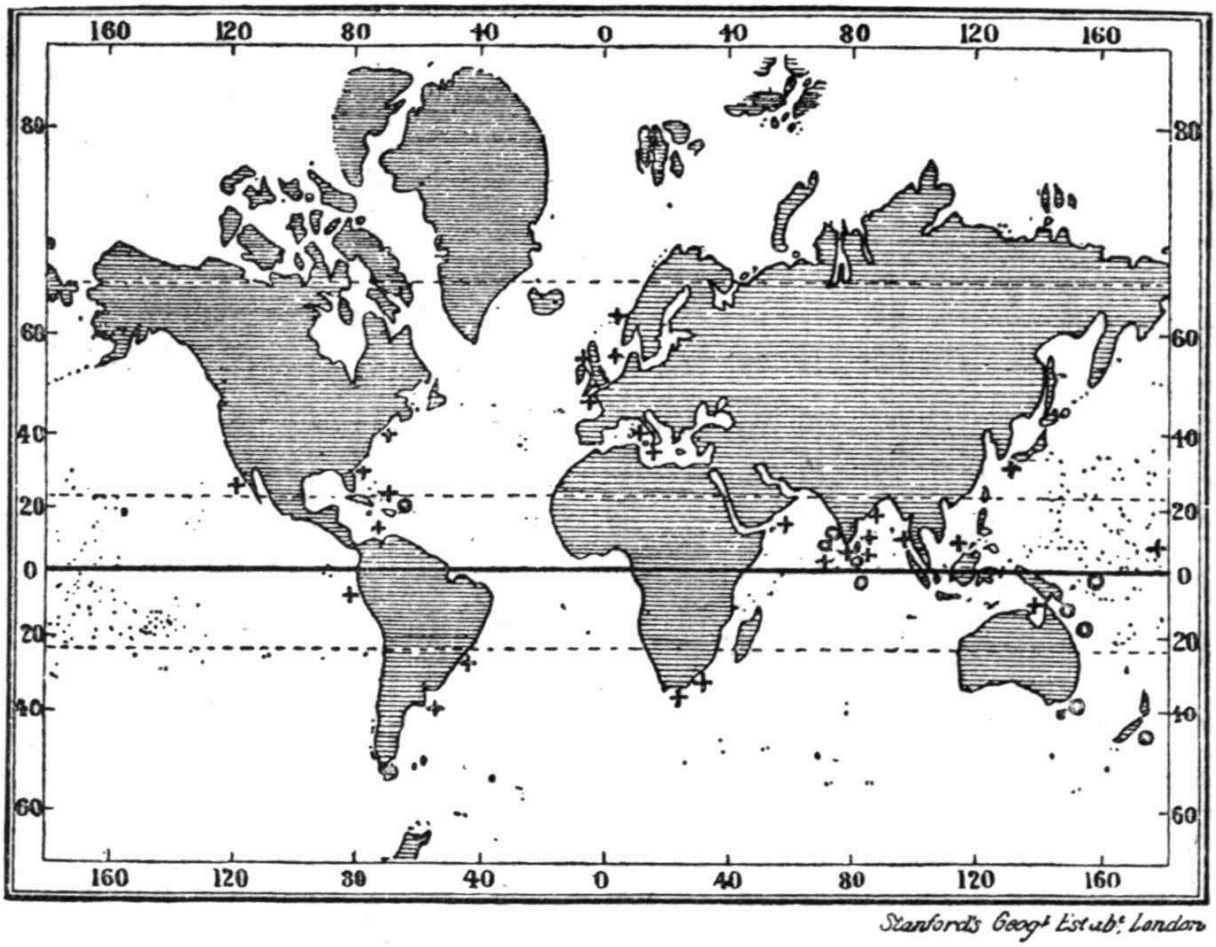
back



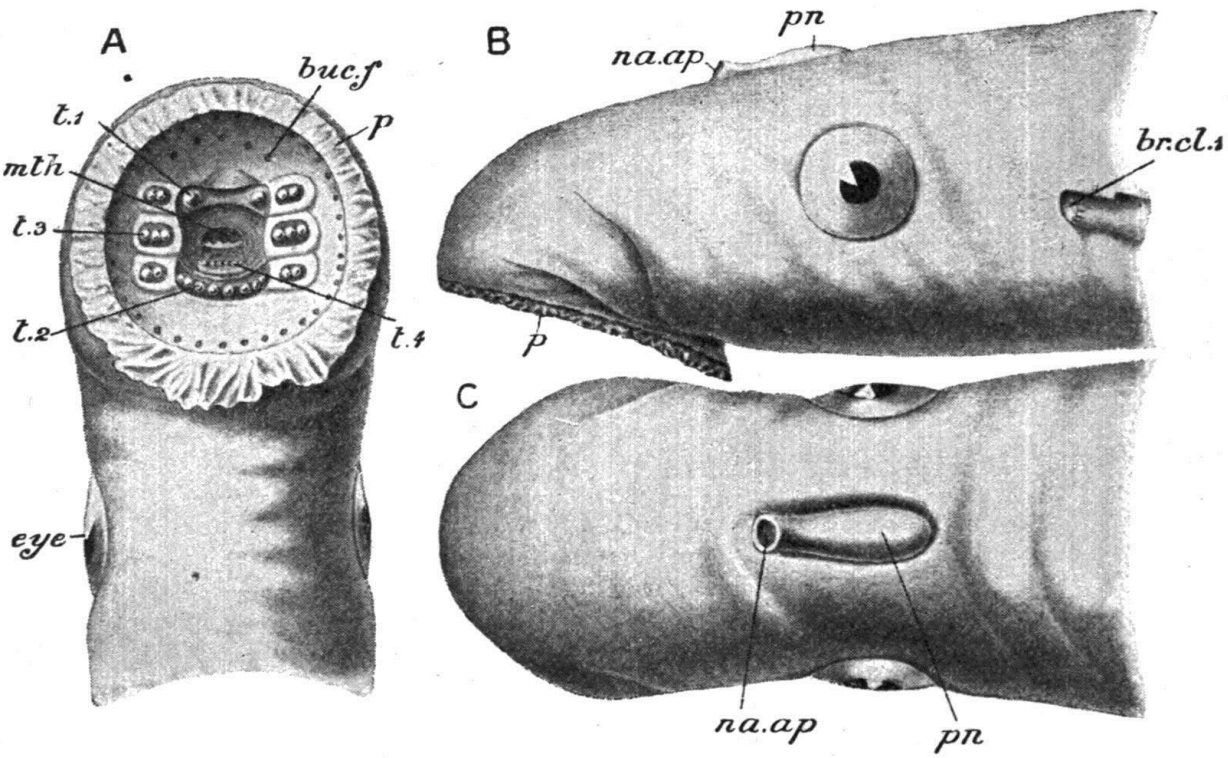
back



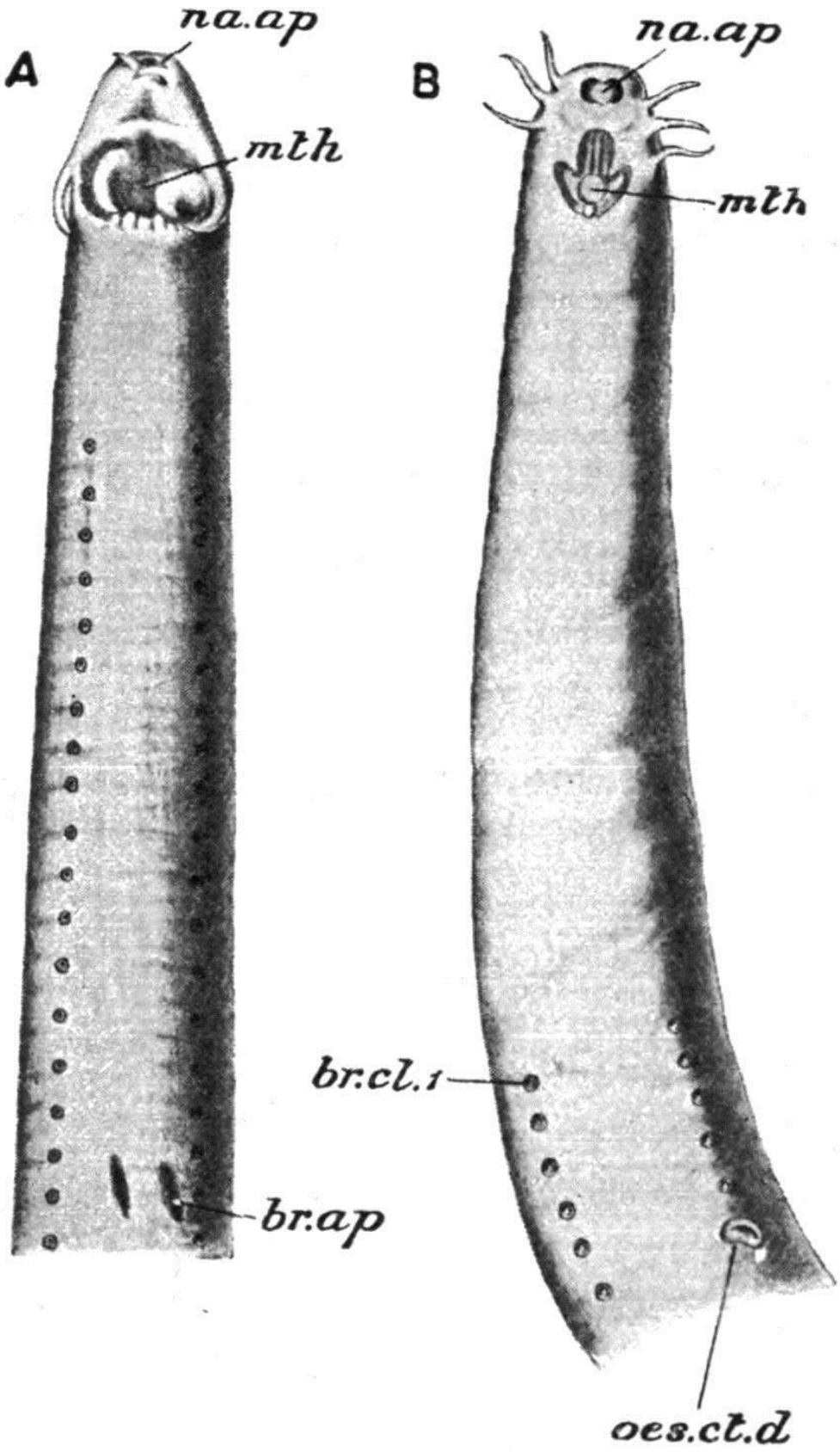
back


160 120 80 40 0 40 80 120 160
80
60
40
20
0
20
40
60
Stanford's Geogl Estabt London

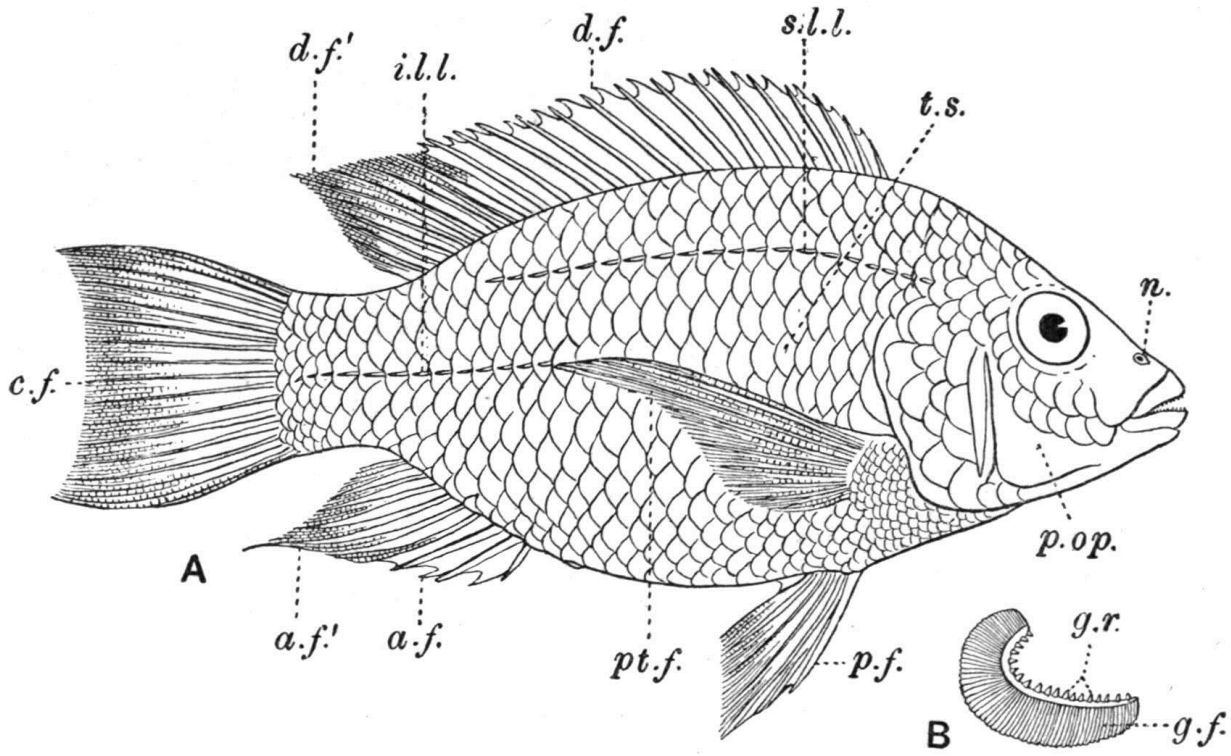
back



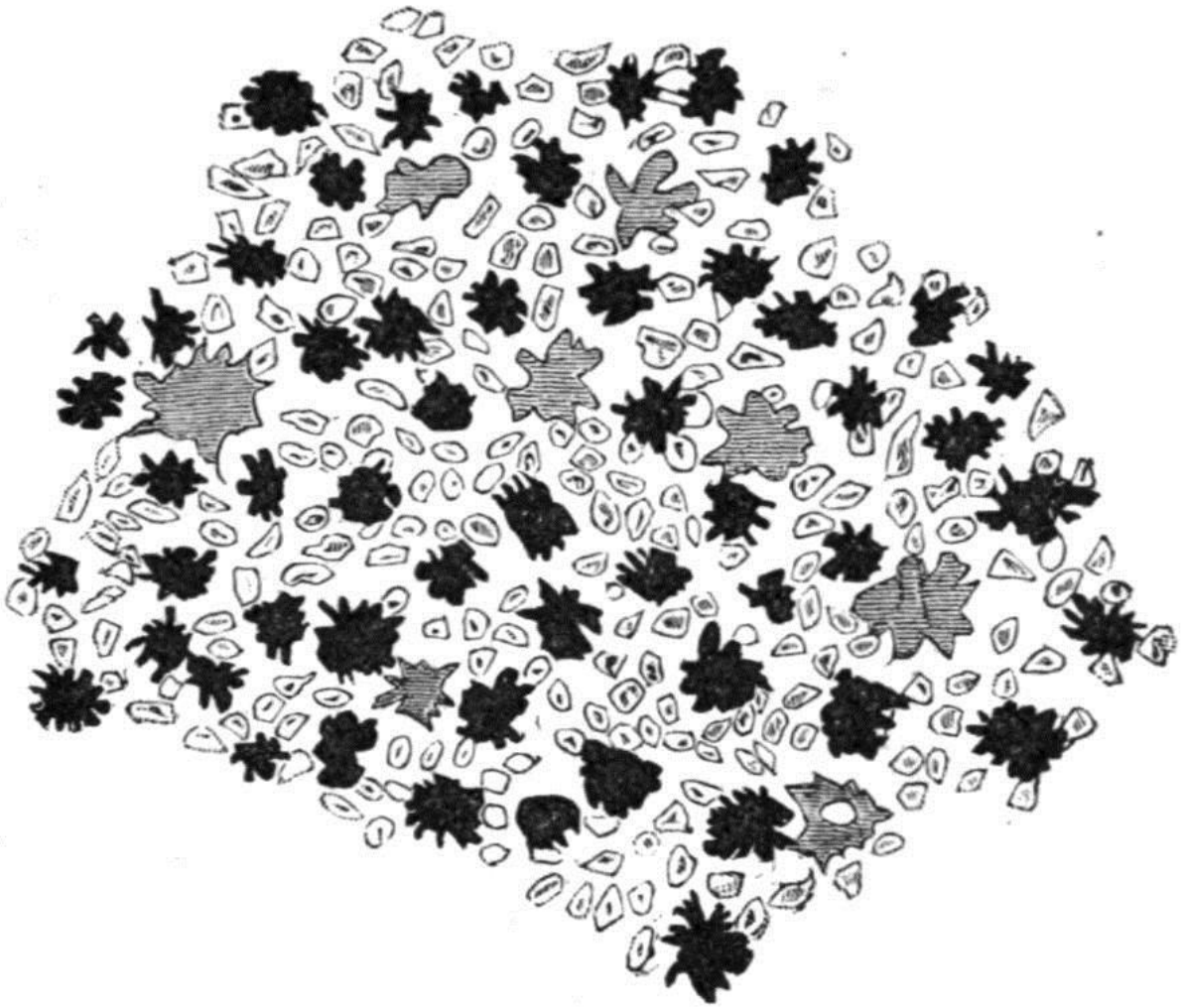
back



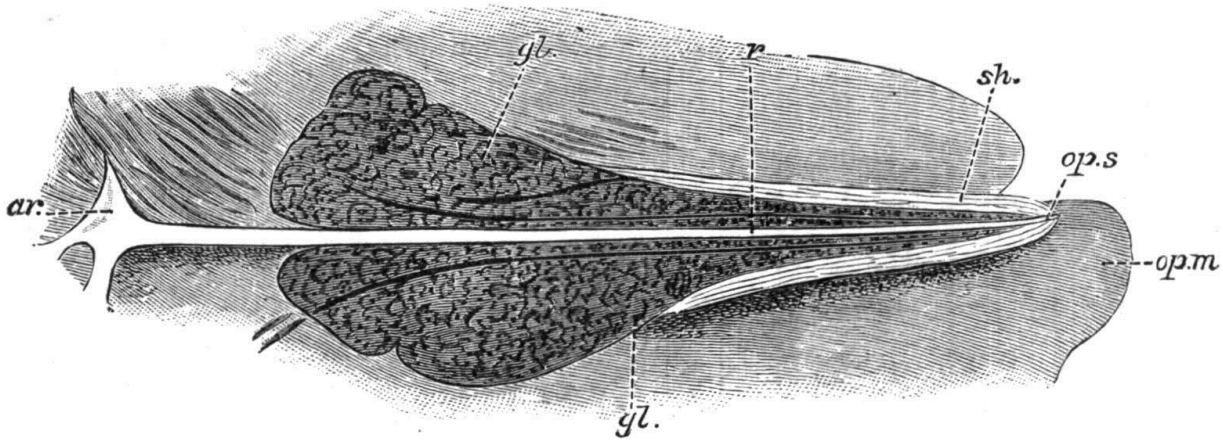
back



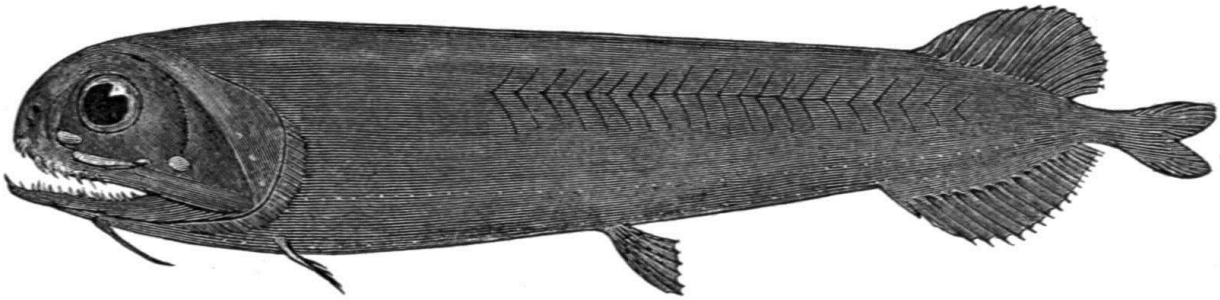
back



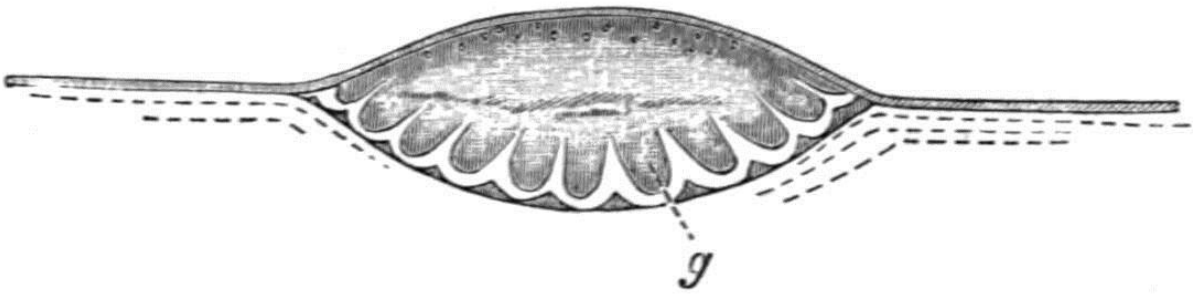
back



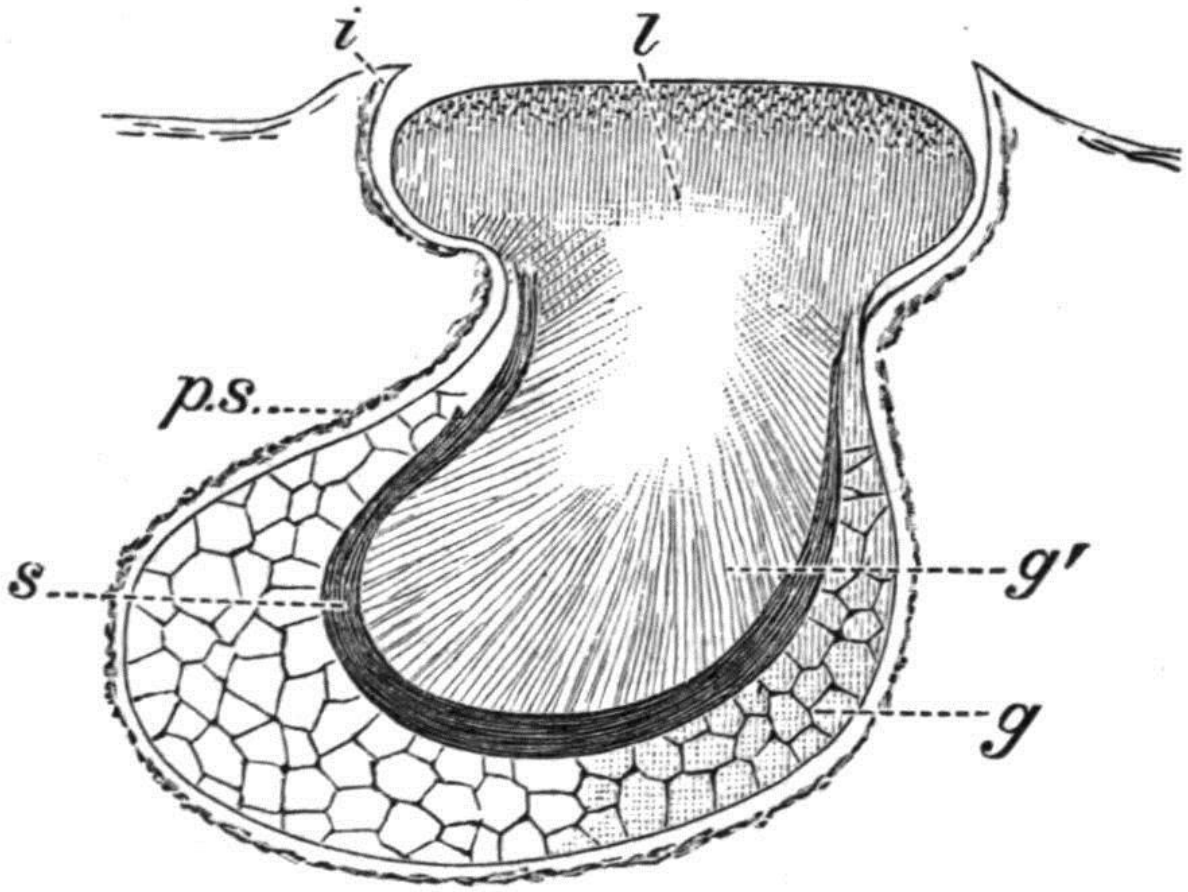
back



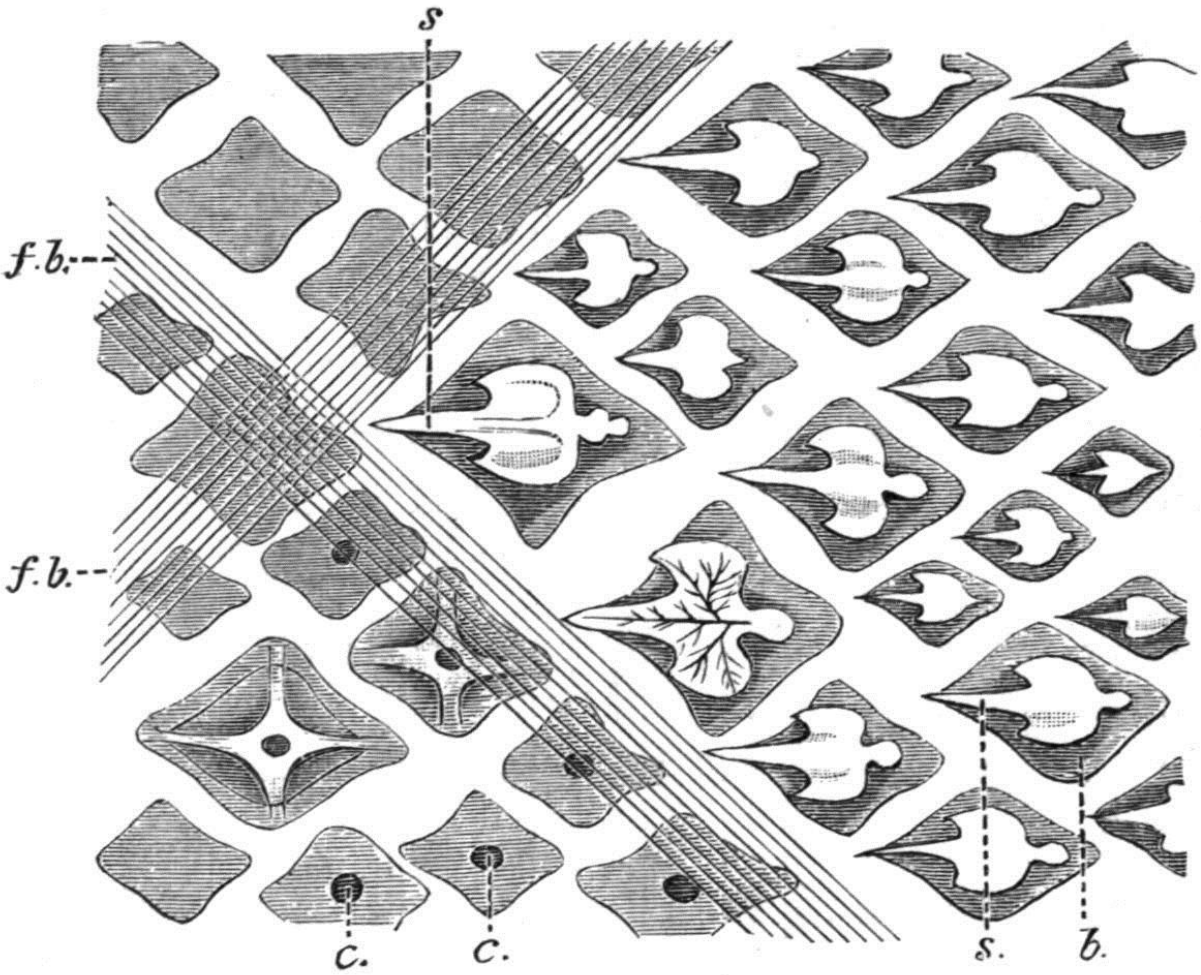
back



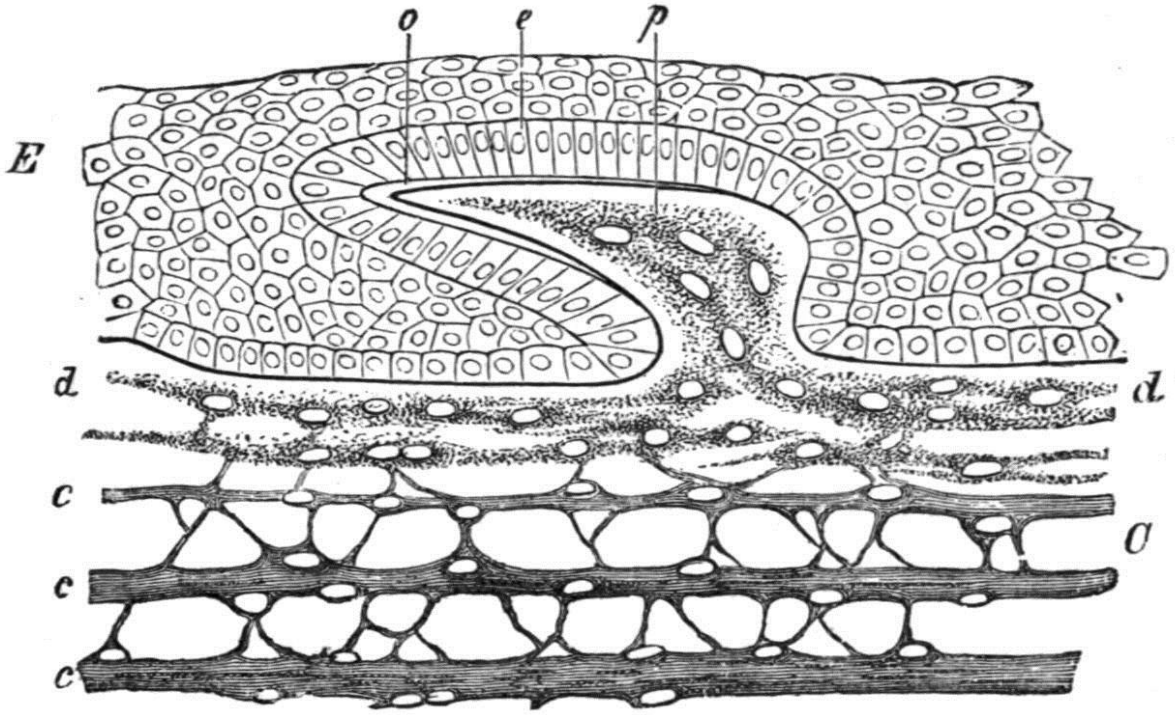
back



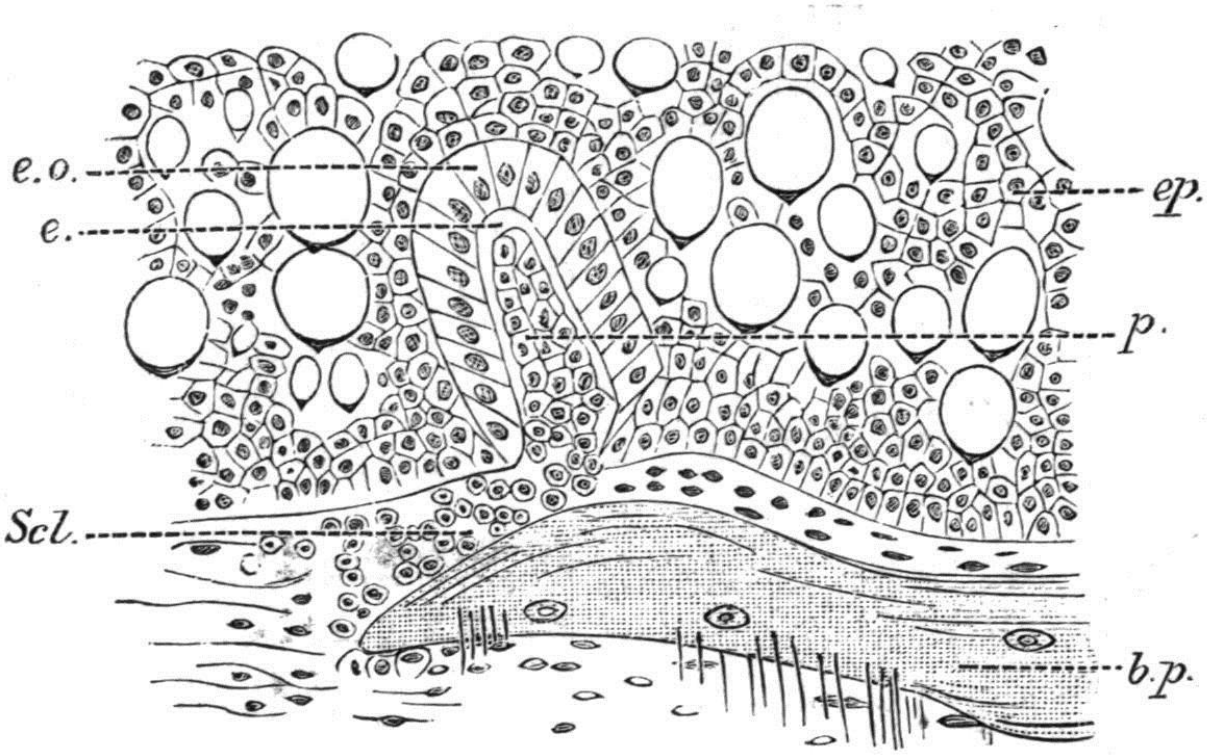
back



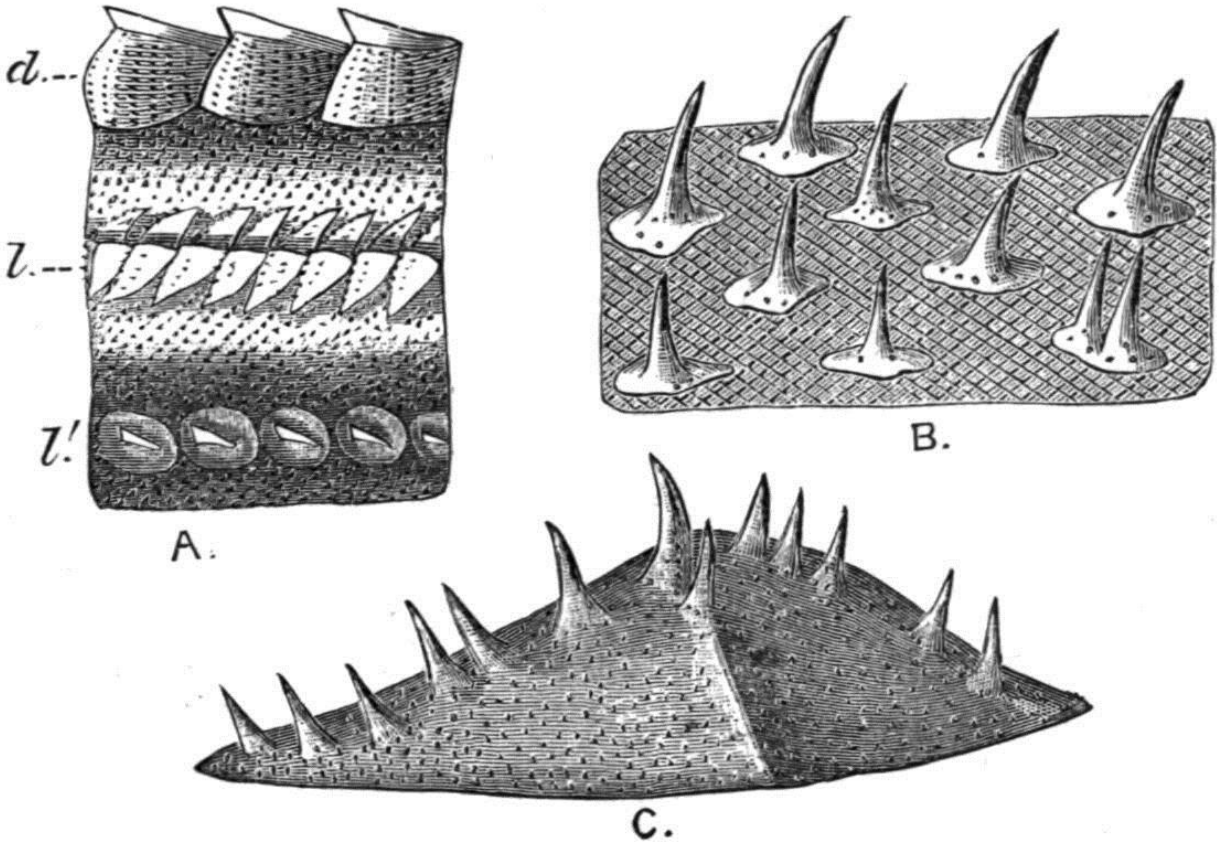
back



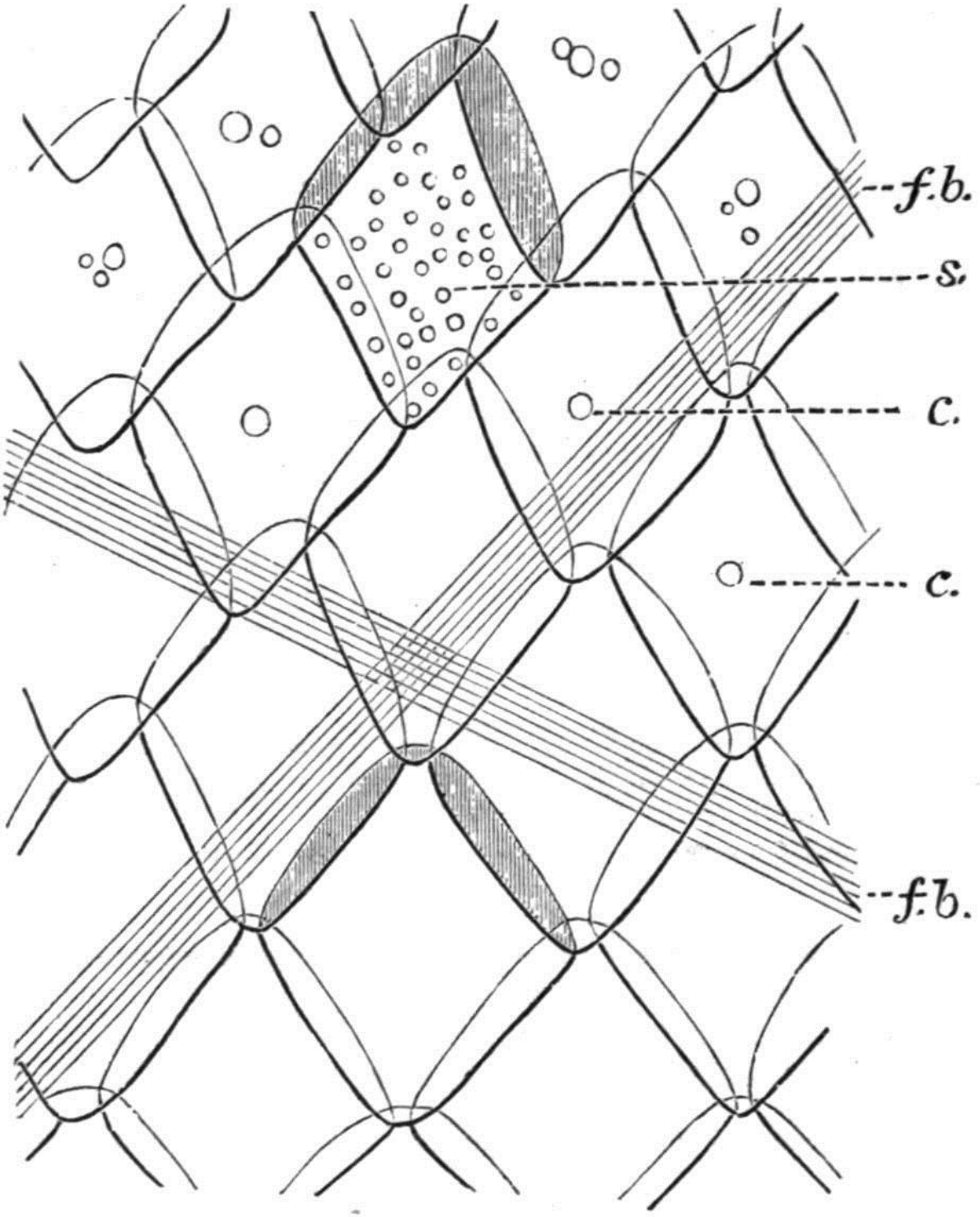
back



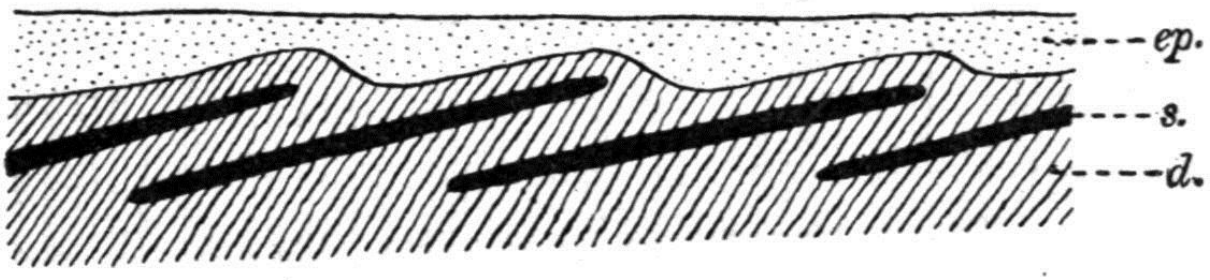
back



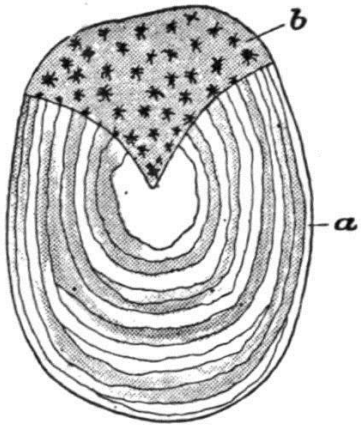
back

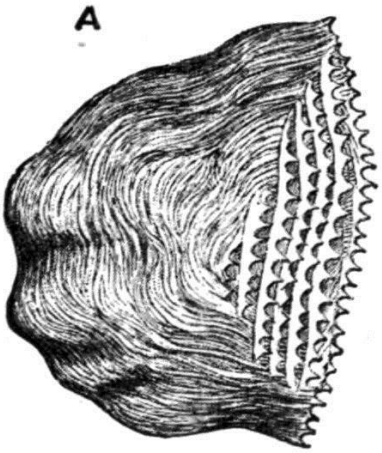


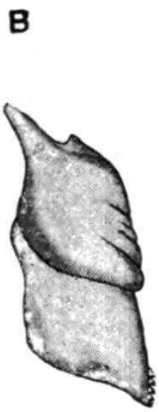
back



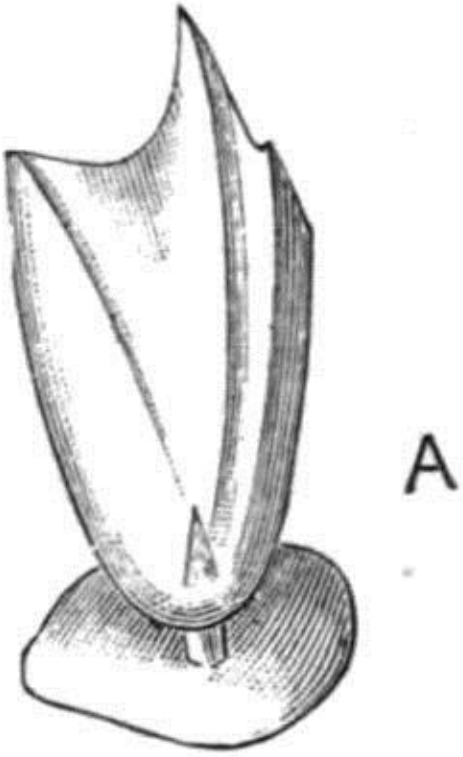
back

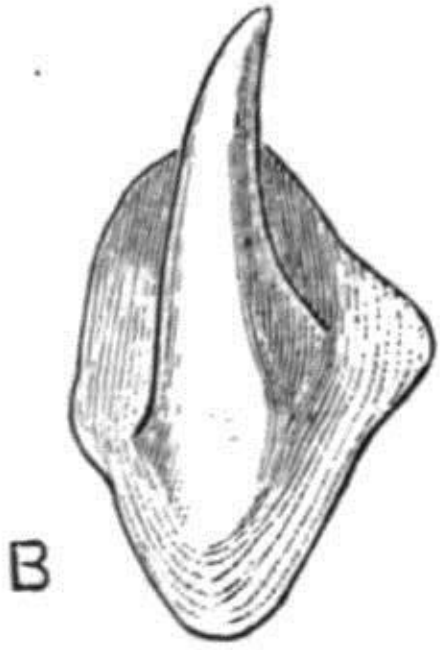




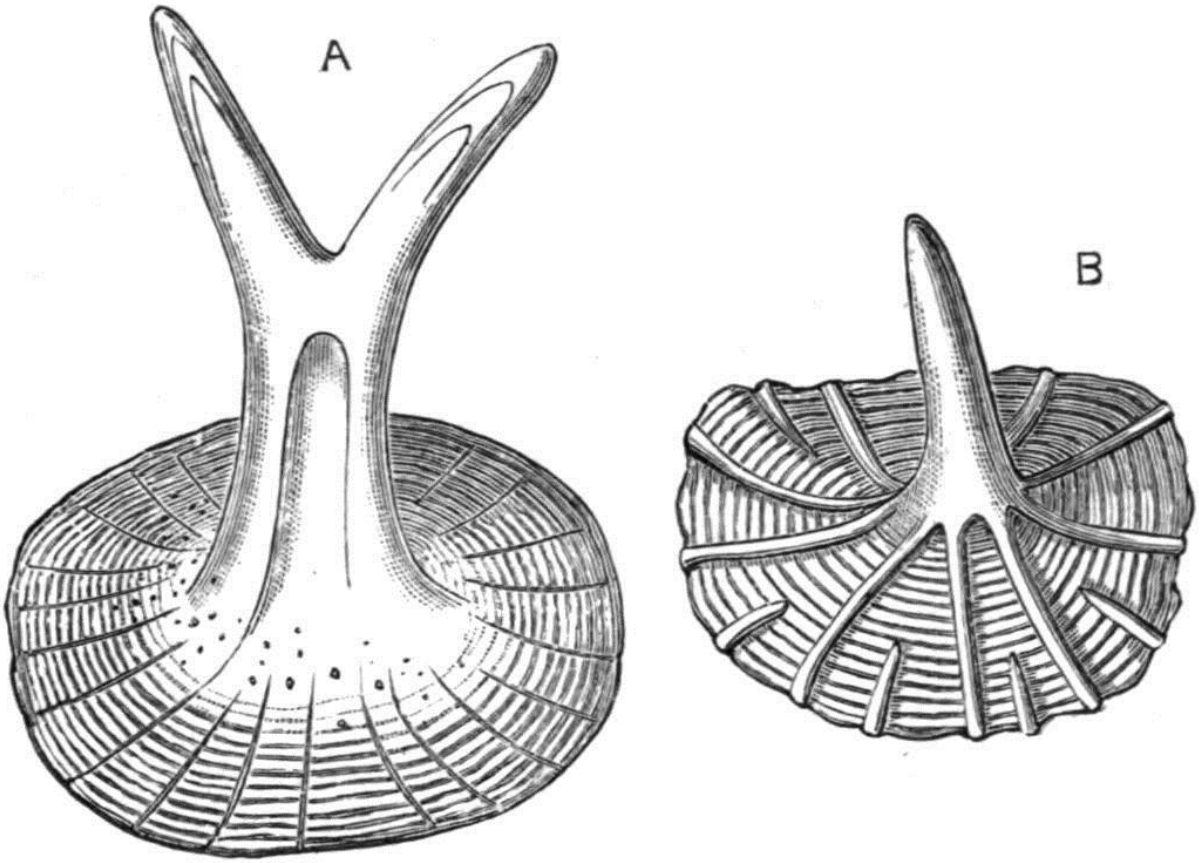


back

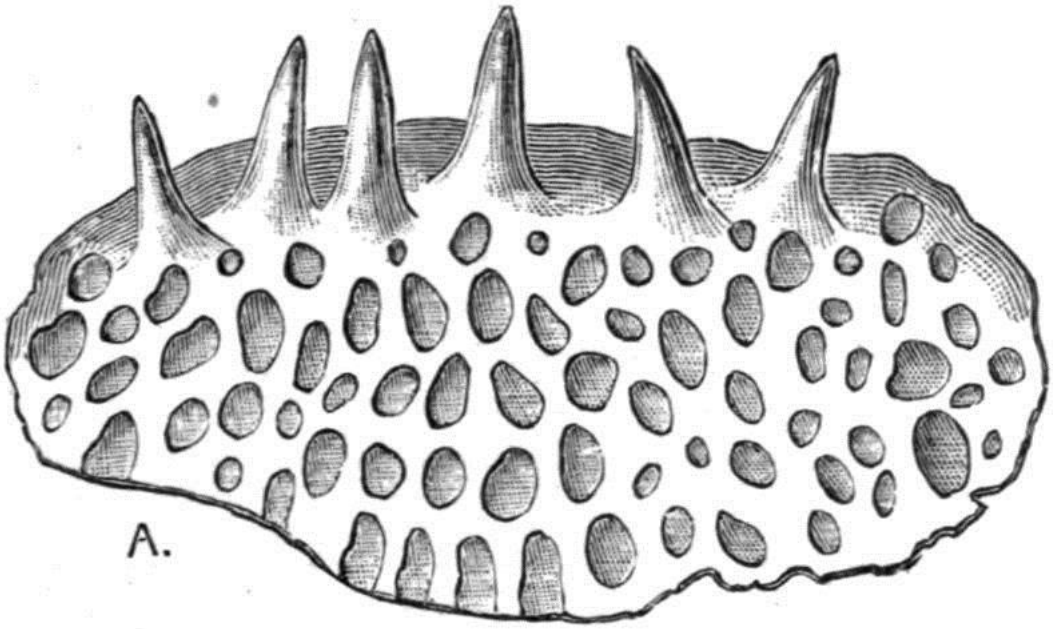


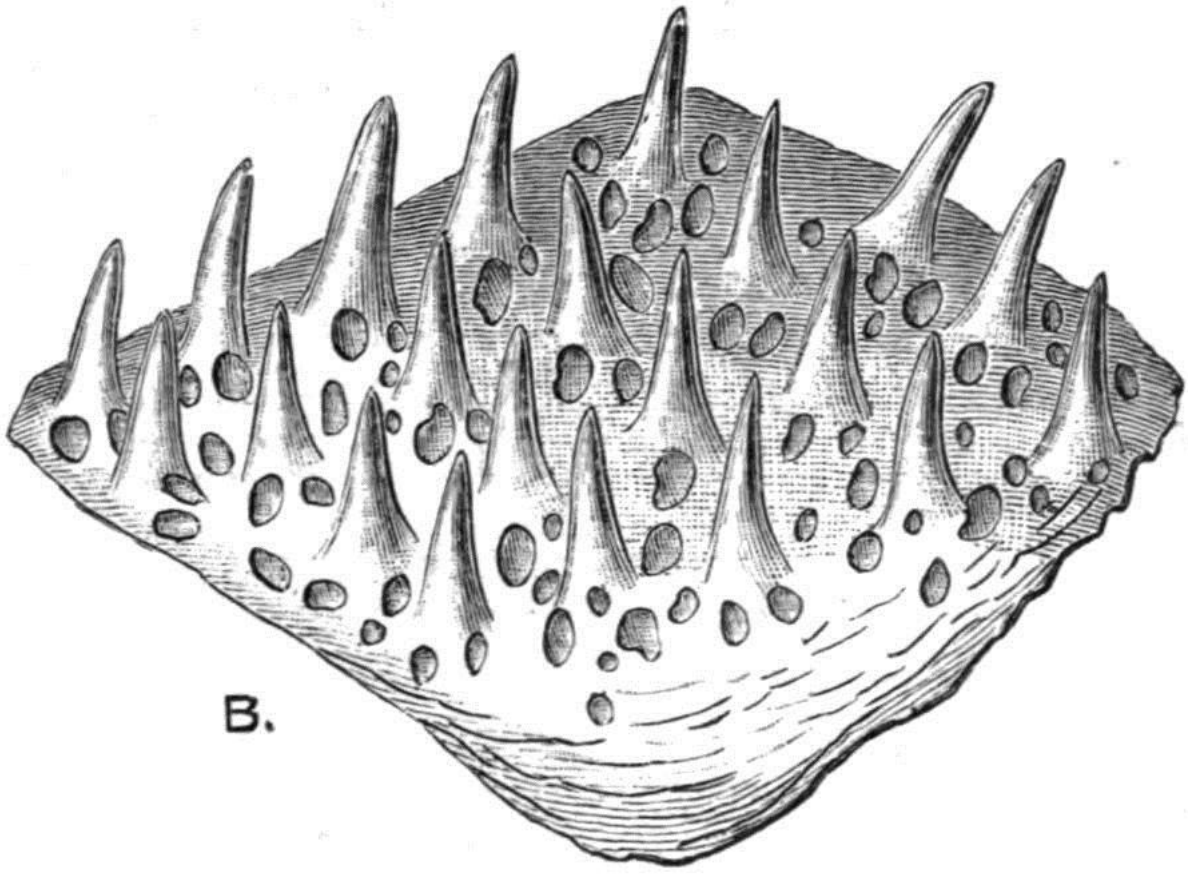


back

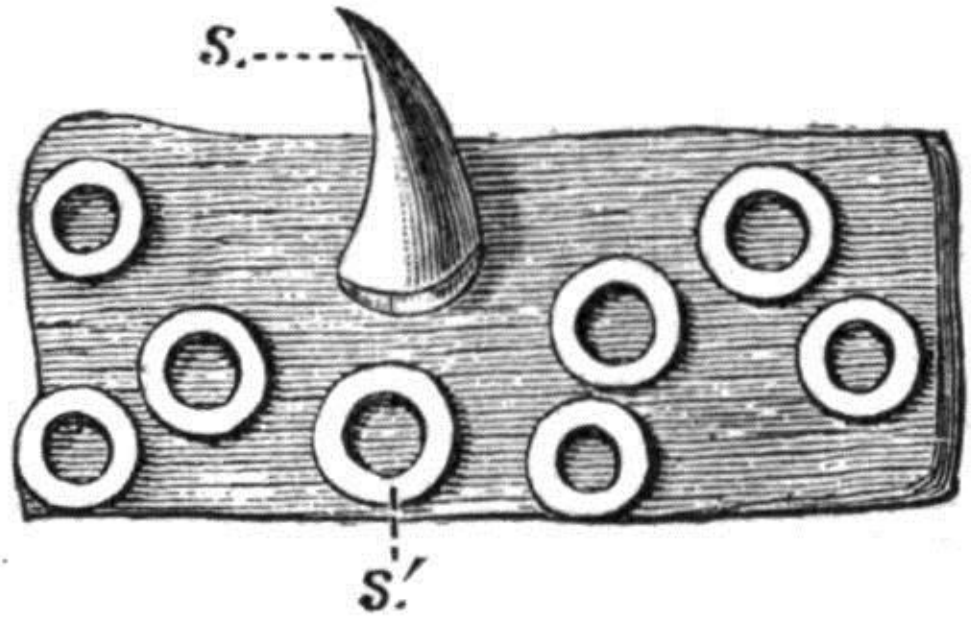


back

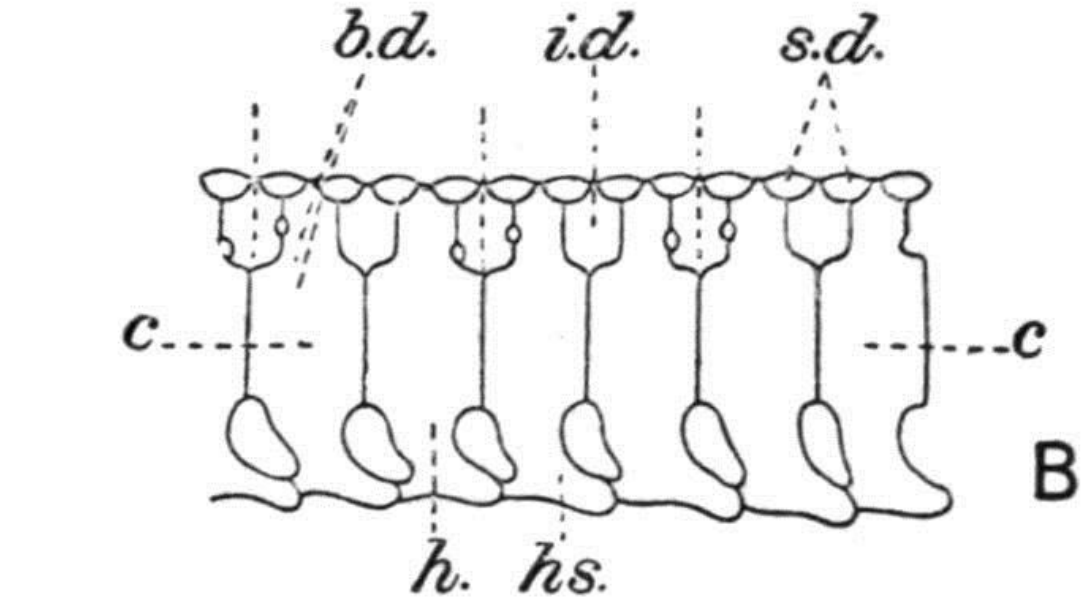


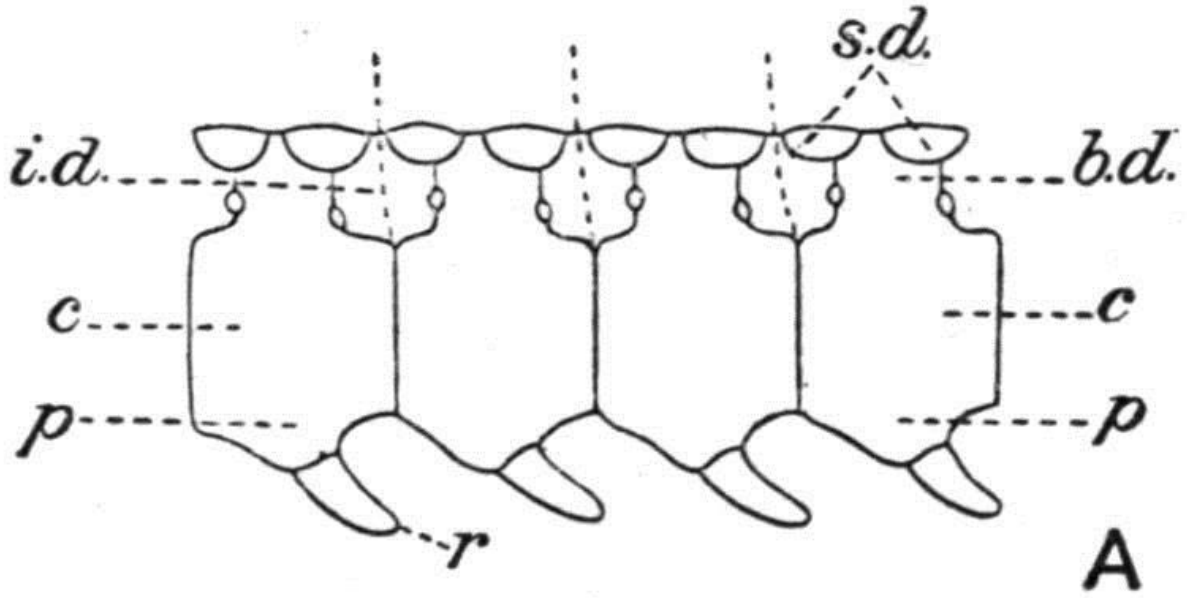


back

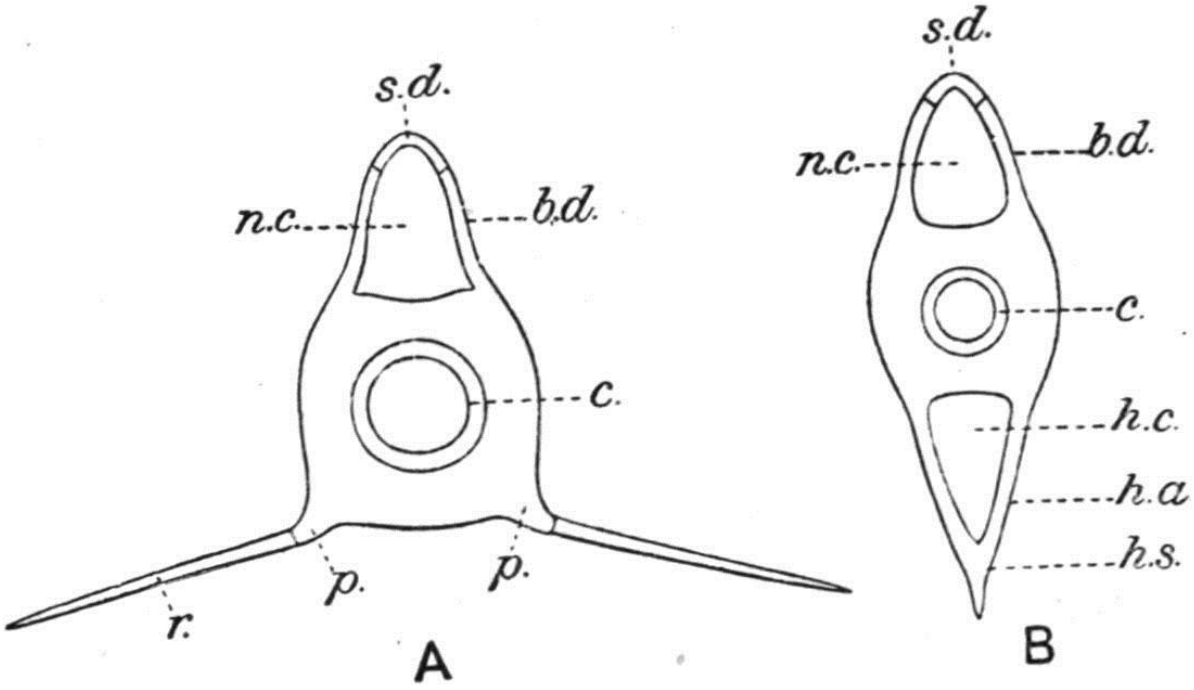


back

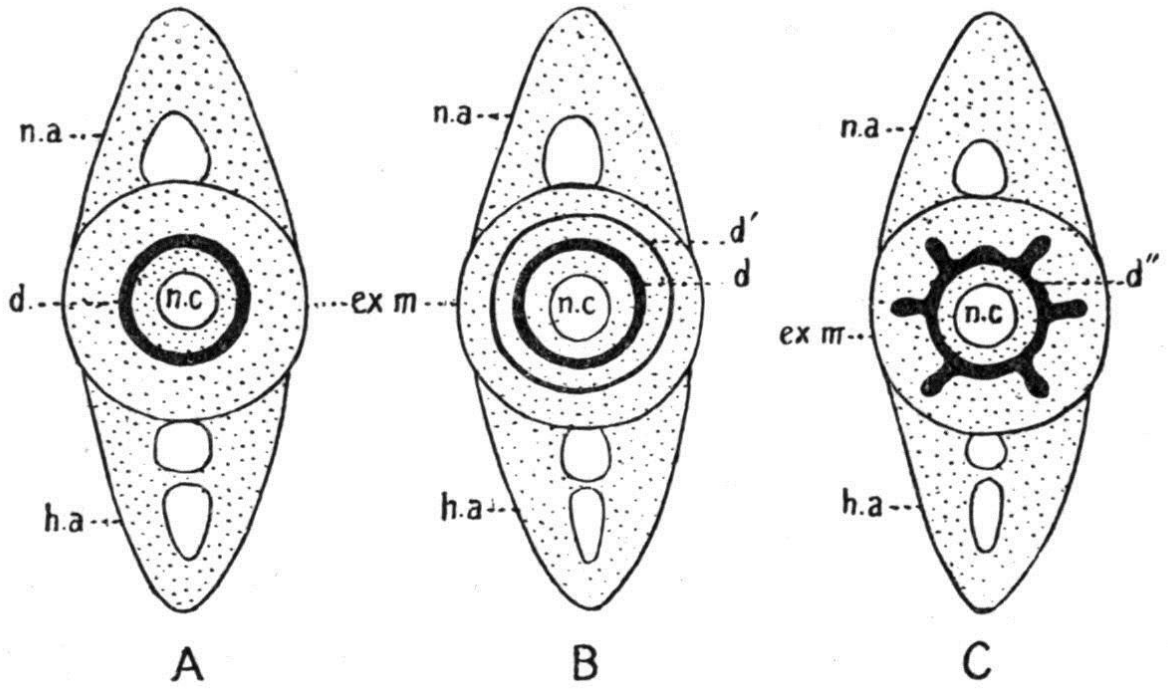




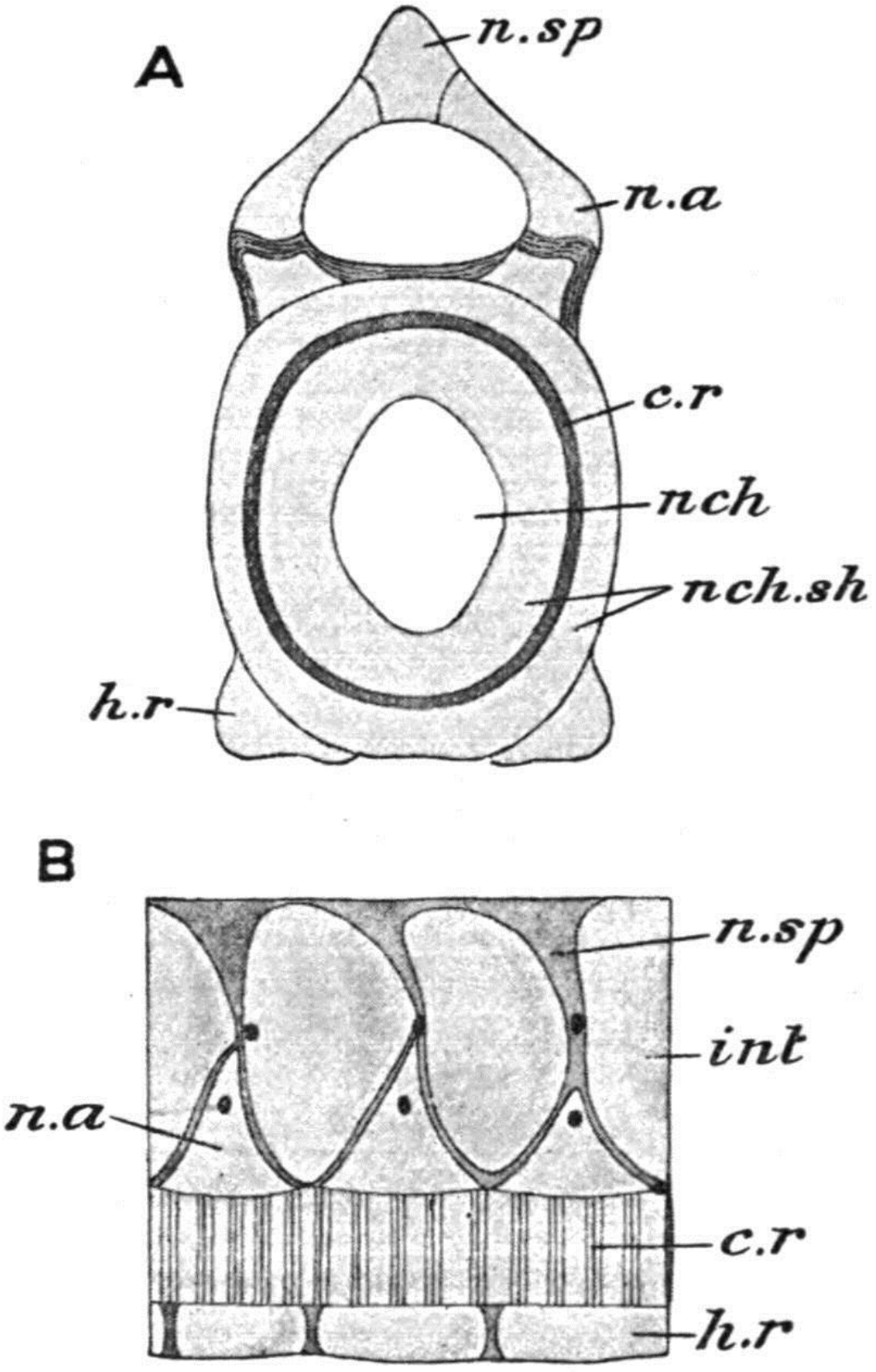
back



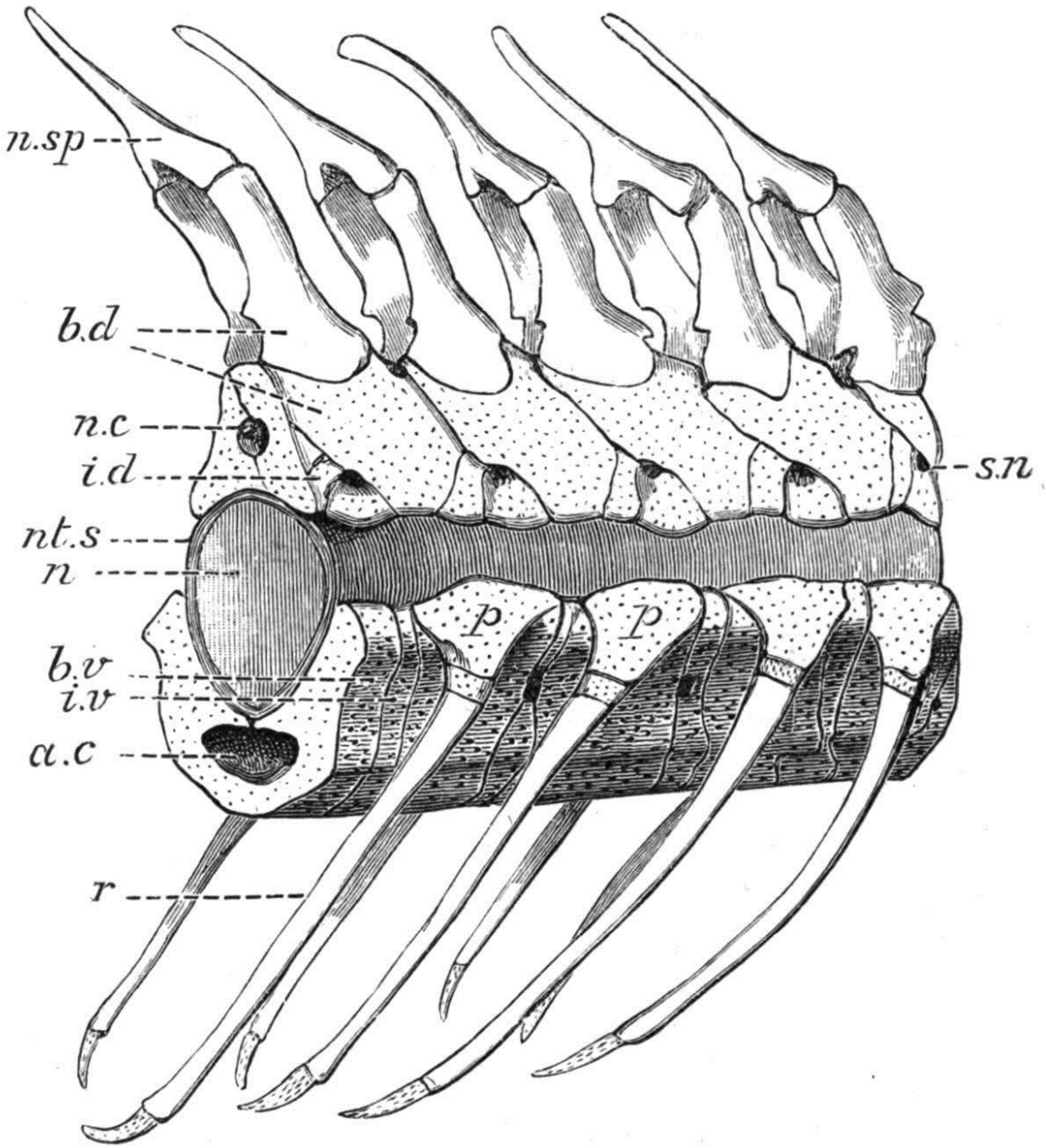
back



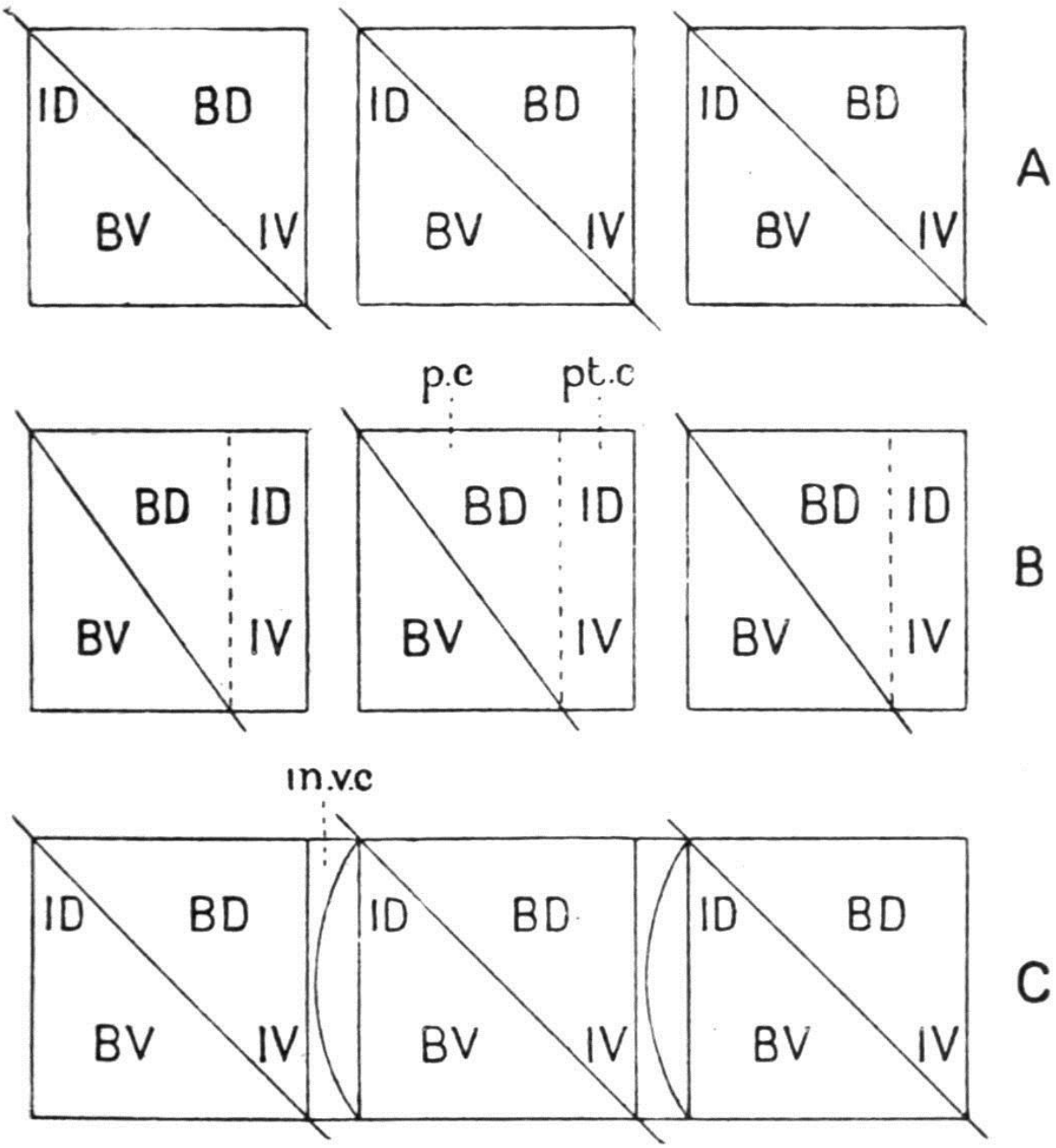
back



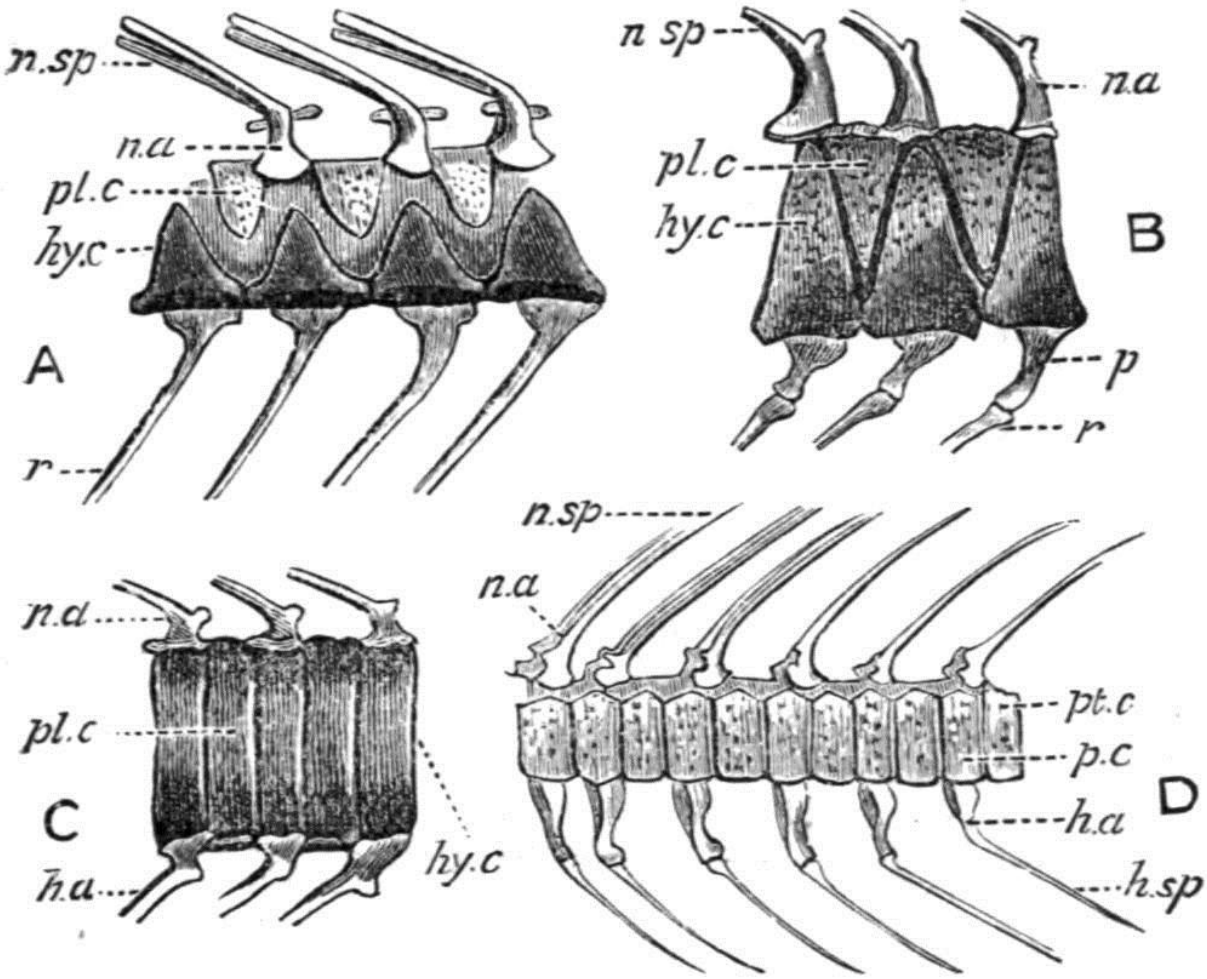
back



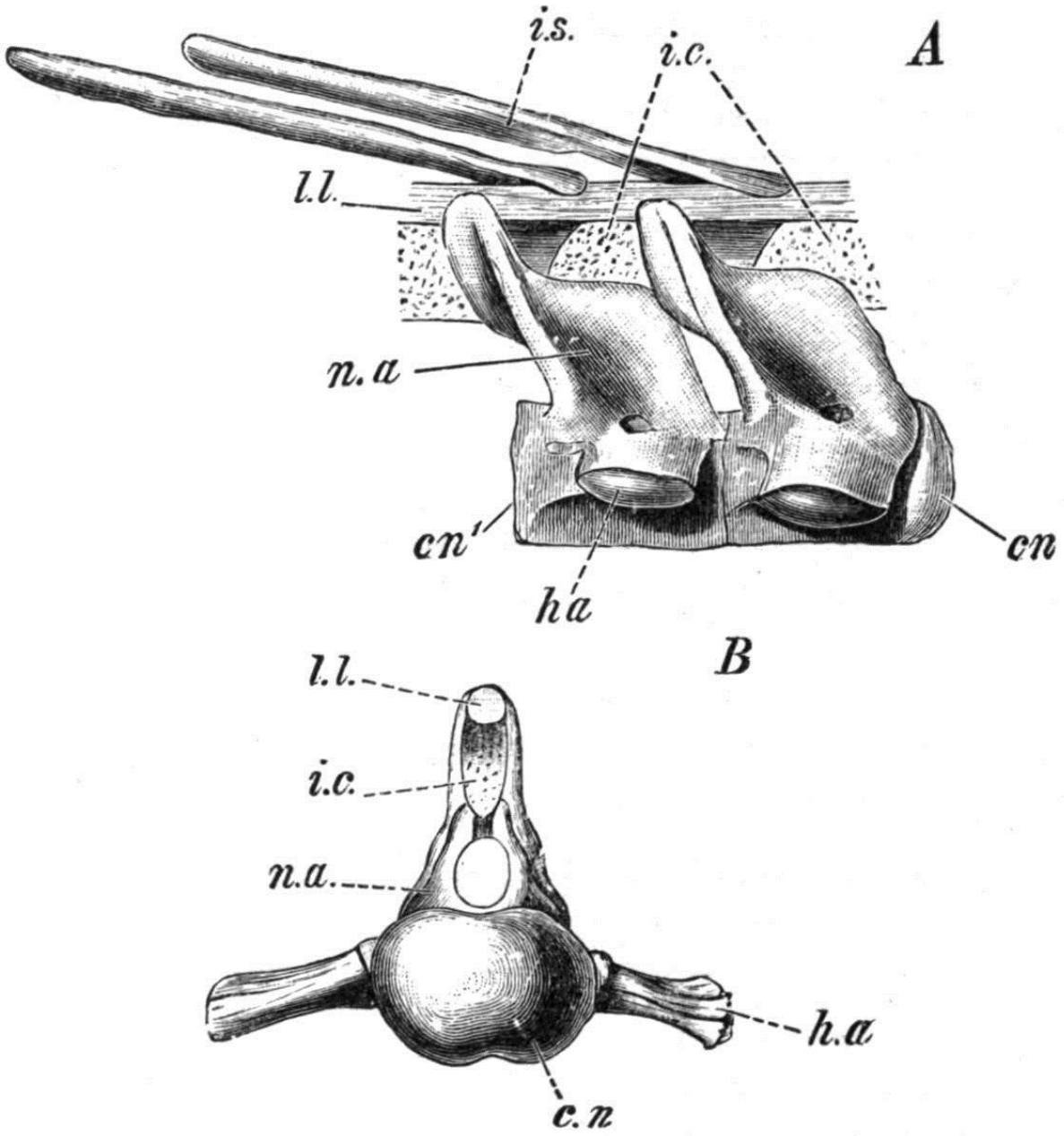
back



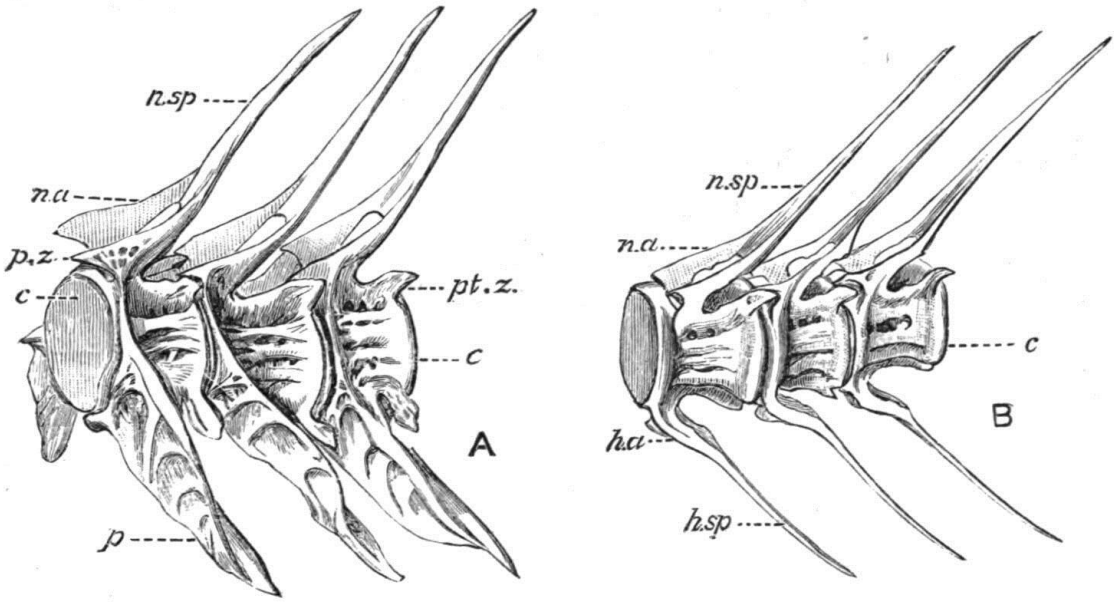
back


n.sp
n.a
pl.c
hy.c
A
r
n sp
n.a
pl.c
hy.c
B
p
r
n.sp
n.a
n.a
pl.c
C
hy.c
h.a
pt.c
p.c
h.a
D
h.sp

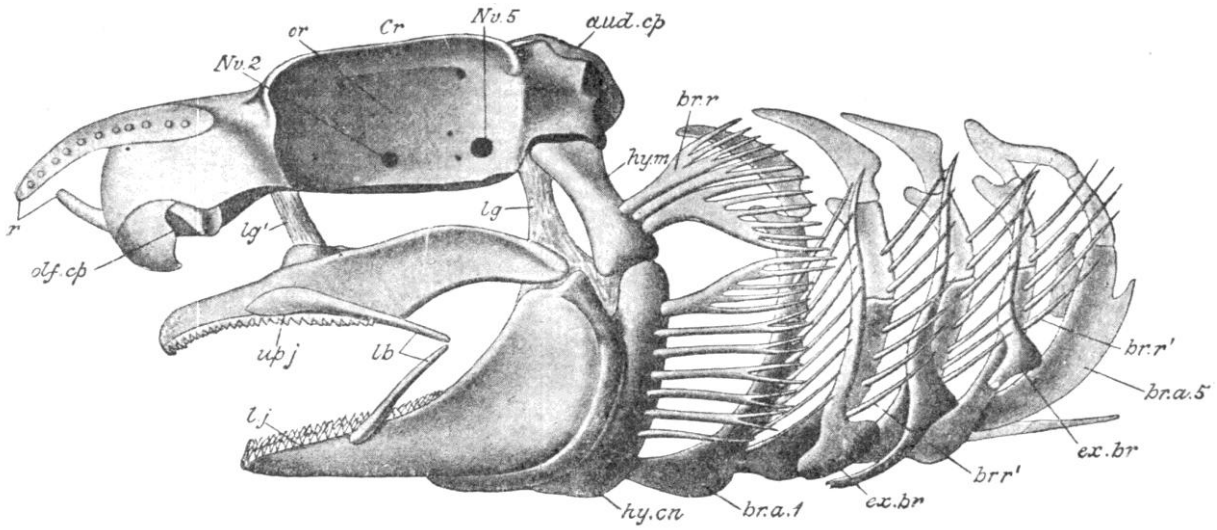
back



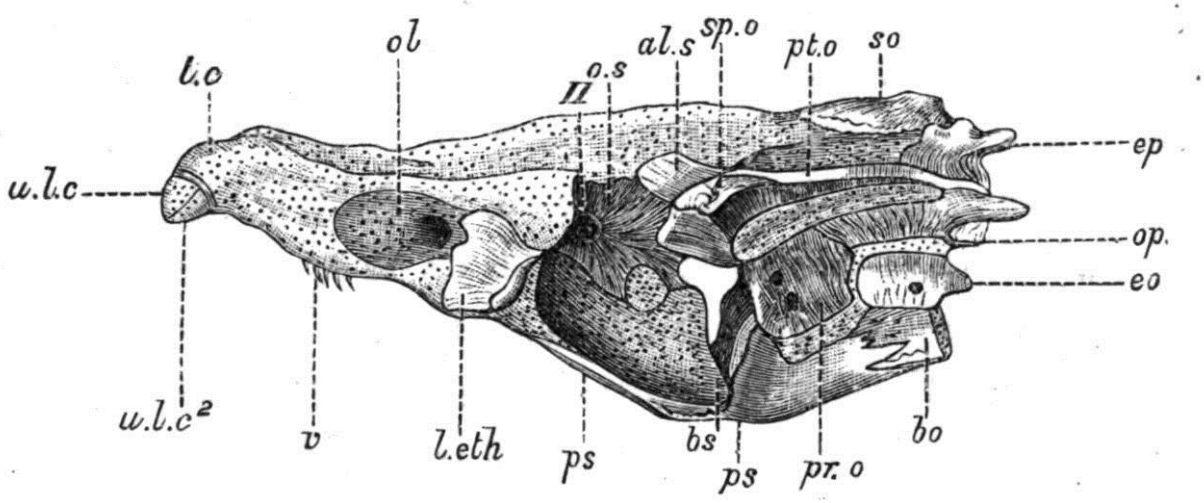
back



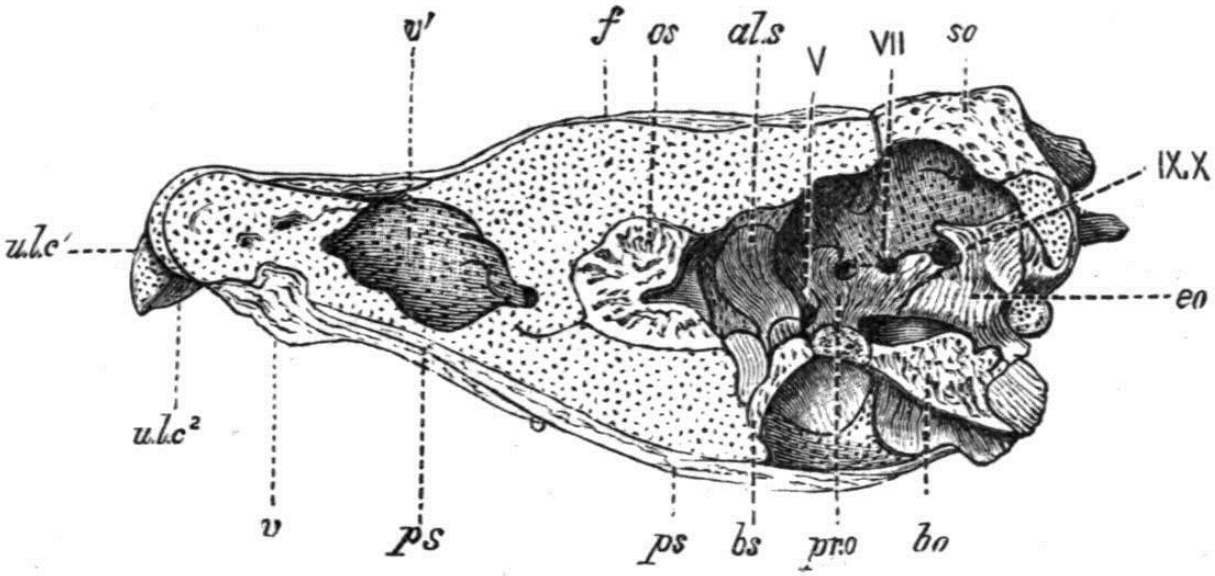
back


or
Cr
Nv.5
aud.cp
Nv.2
brr
hym
lg
lg'
r
olf.cp
upj
lb
lj
hy.cn
br.a.1
ex.br
brr'
ex.br
br.a.5
br.r'

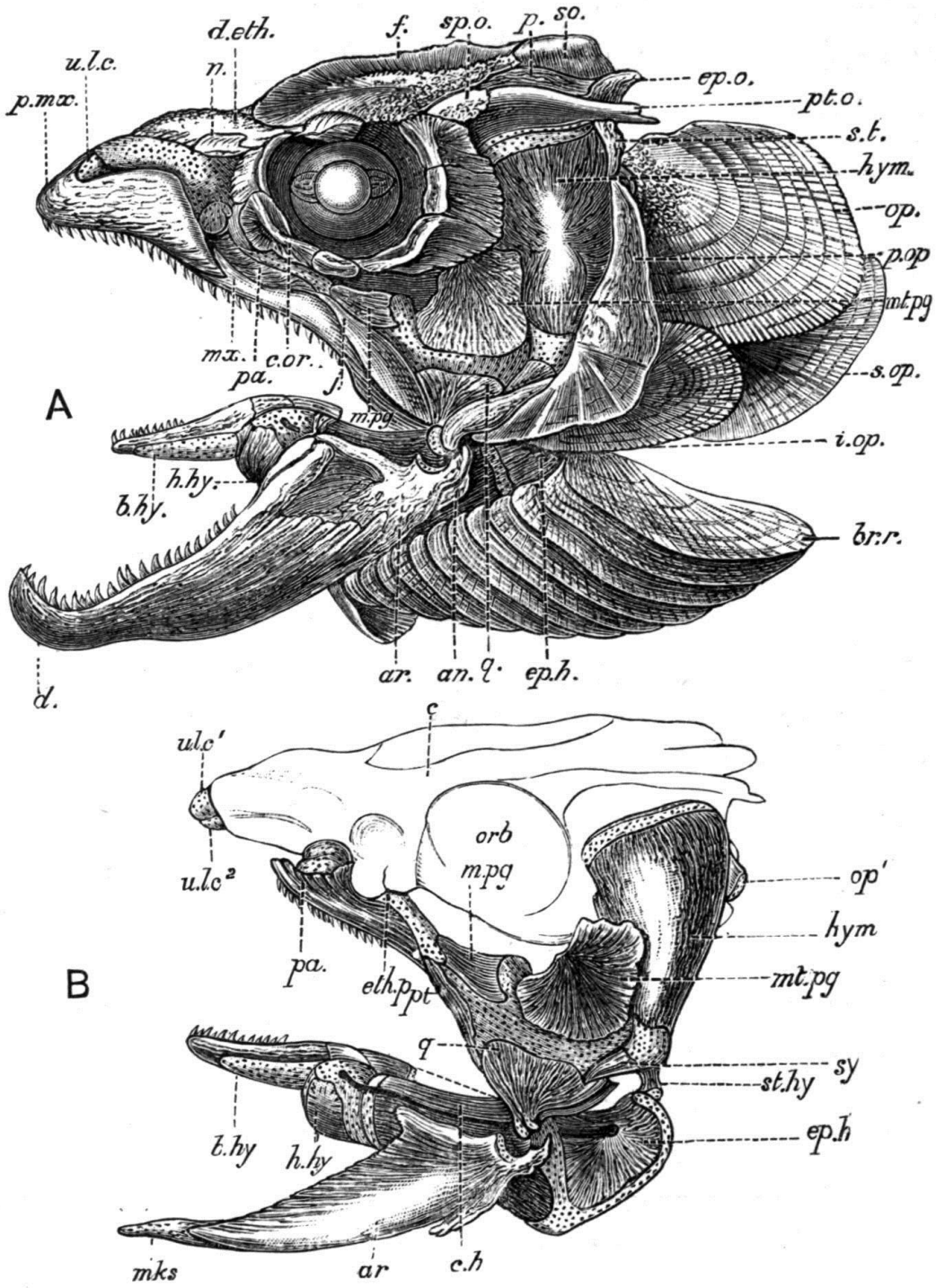
back



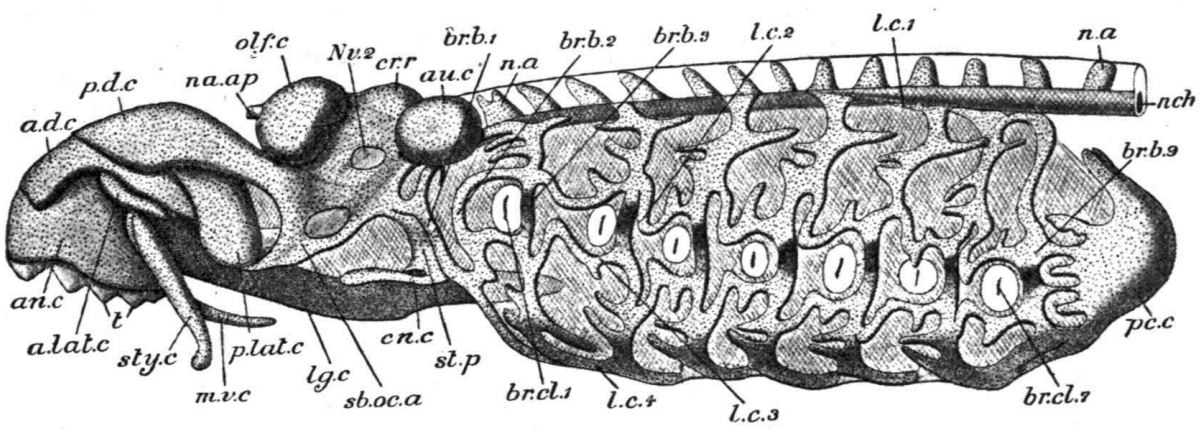
back



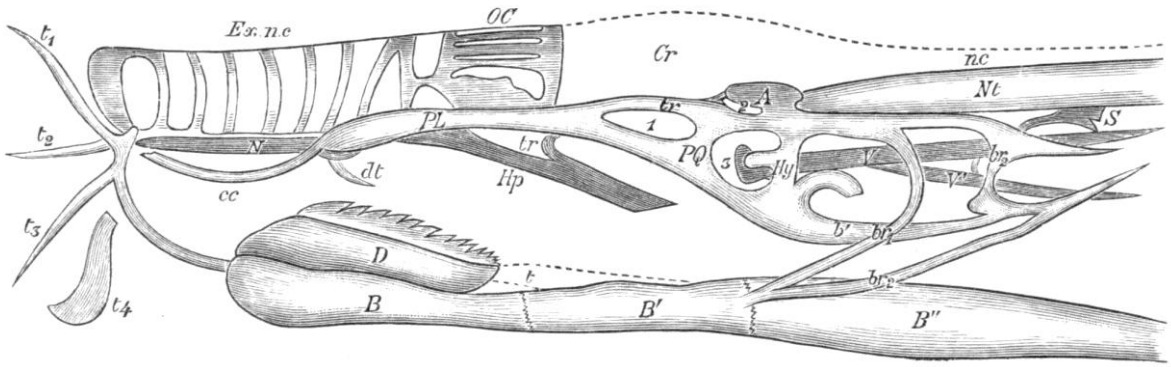
back


d.eth.
f.
sp.o.
p.
so.
u.l.c.
n.
p.mx.
ep.o.
pt.o.
s.t.
hym.
op.
p.op
mt.pg
s.op.
i.op.
br.r.
mx.
c.or.
pa.
f.
A
m.pg
h.hy.
b.hy.
ar.
an.
q.
ep.h.
d.
c
ul.c'
u.l.c²
orb
m.pg
op'
hym
mt.pg
pa.
eth.p
pt
B
q
sy
st.hy
ep.h
t.hy
h.hy
mks
ar
c.h

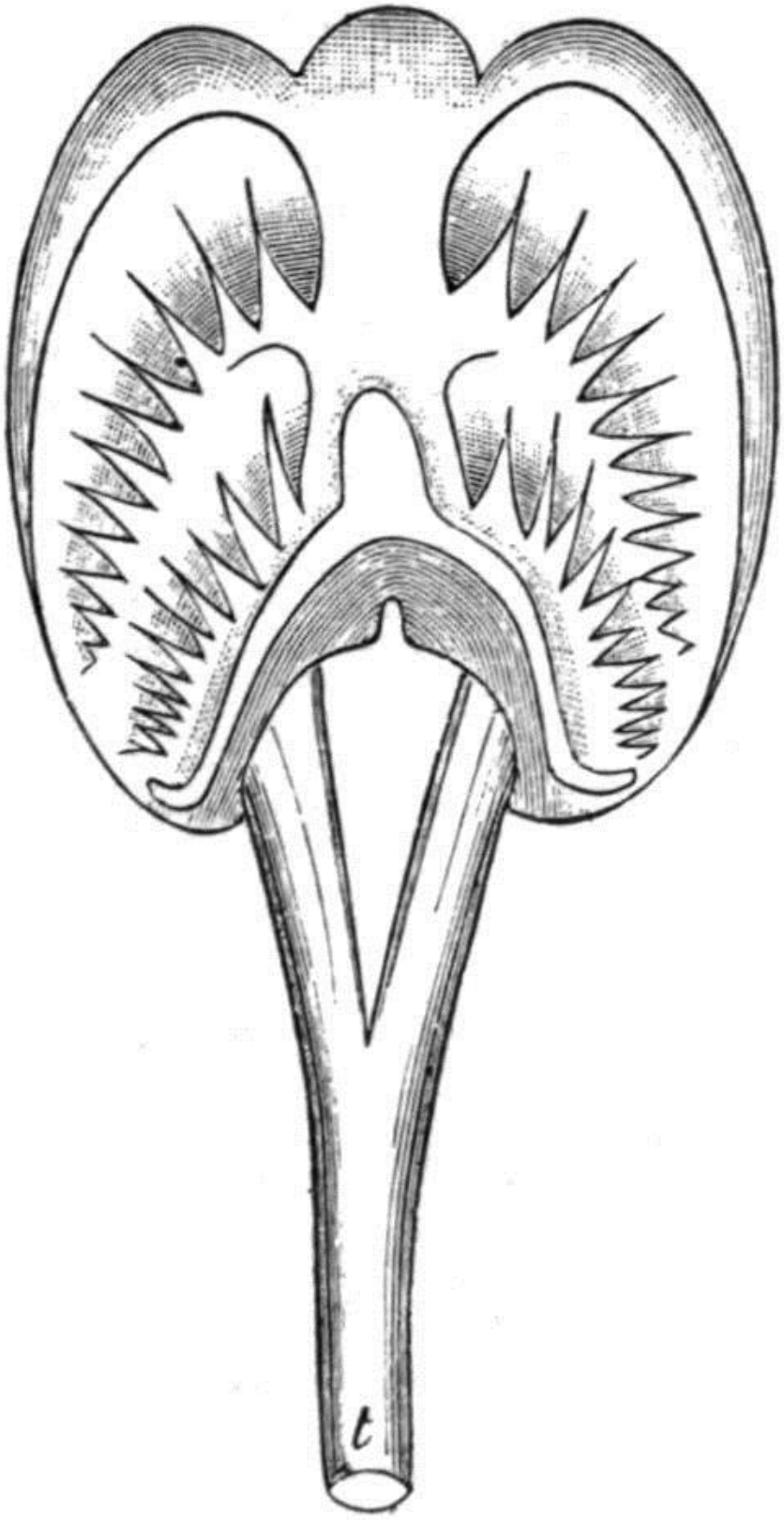
back


olf.c
Nv.2
br.b.1
br.b.2
br.b.3
l.c.2
l.c.1
n.a
p.d.c
na.ap
cr.r
au.c
n.a
nch
a.d.c
br.b.9
an.c
t
a.lat.c
sty.c
p.lat.c
lg.c
sb.oc.a
cn.c
st.p
br.cl.1
l.c.4
l.c.3
pc.c
br.cl.7
m.v.c

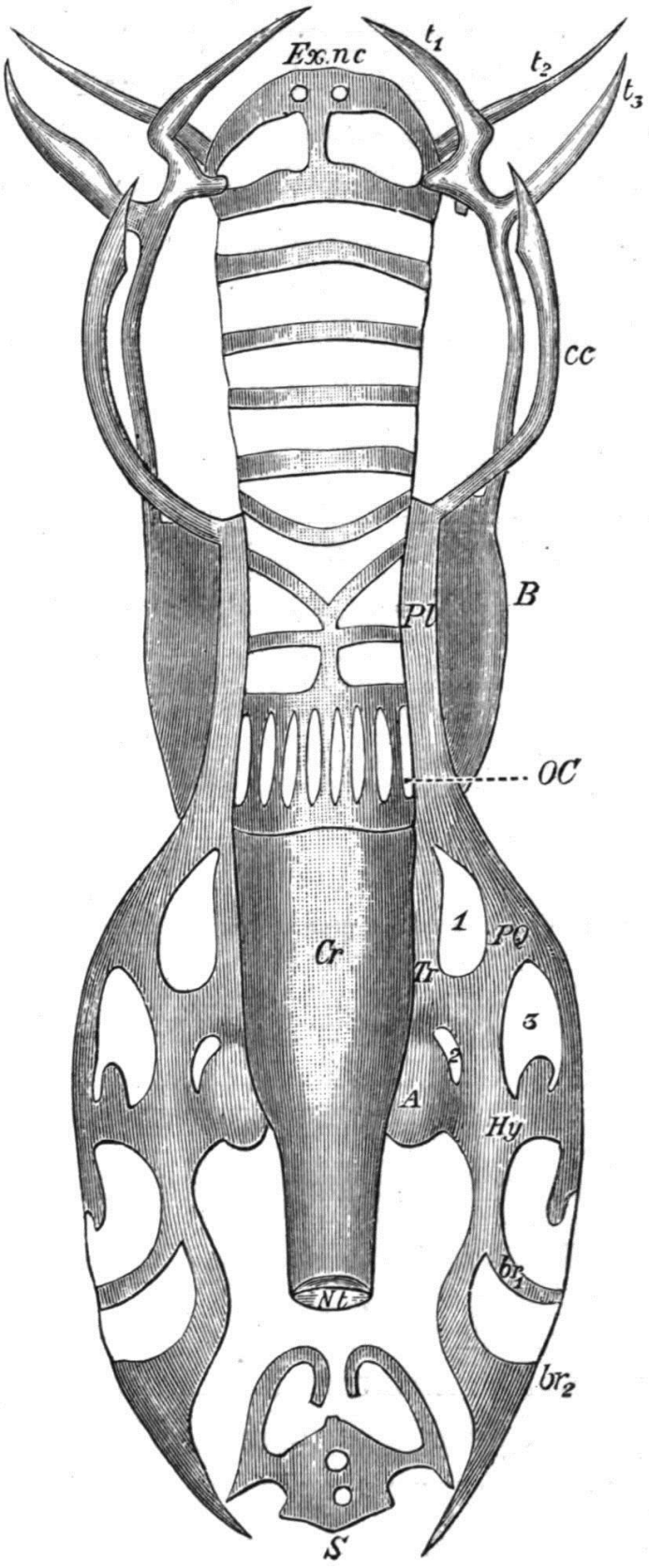
back


t_1
Ex. n.c
OC
Cr
nc
Nt
t_2
N
PL
tr
dt
Hp
cc
br
1
2
A
PQ
3
Hy
S
br_2
V^1
V^2
b'
br_1
t_3
D
B
B'
B''
t_4

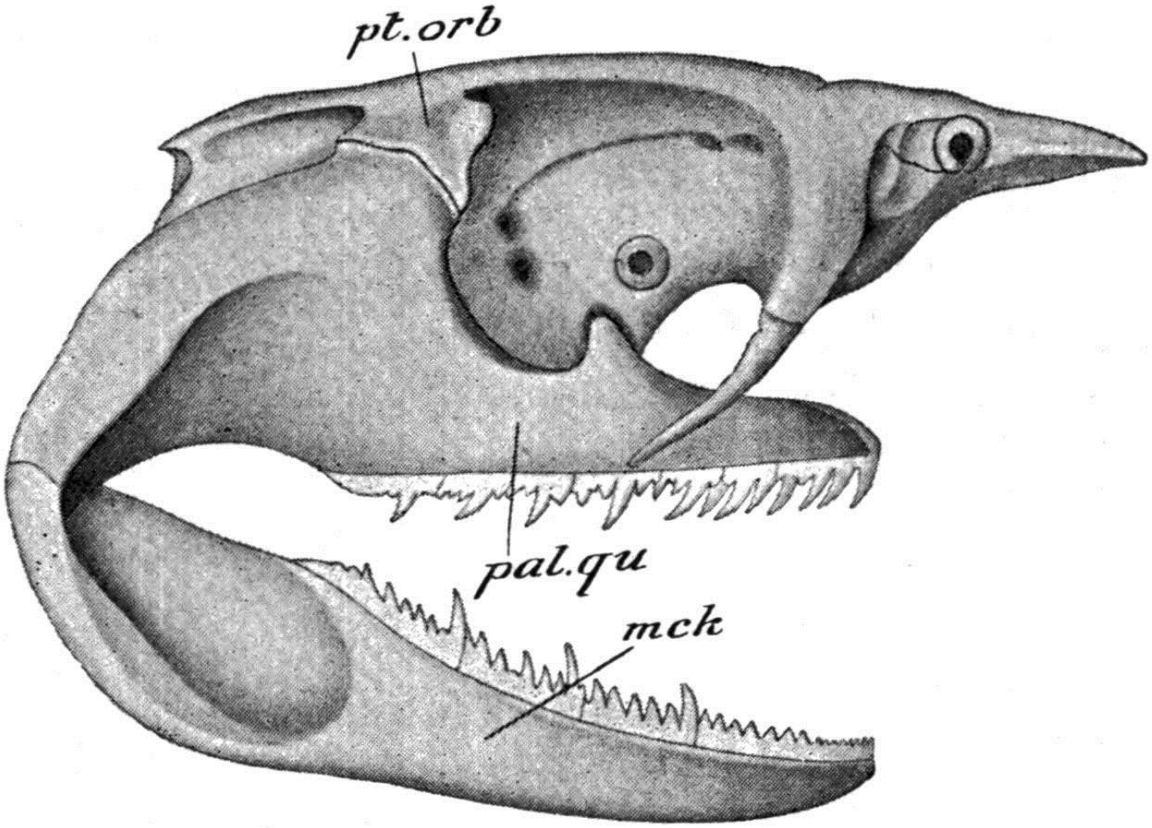
back



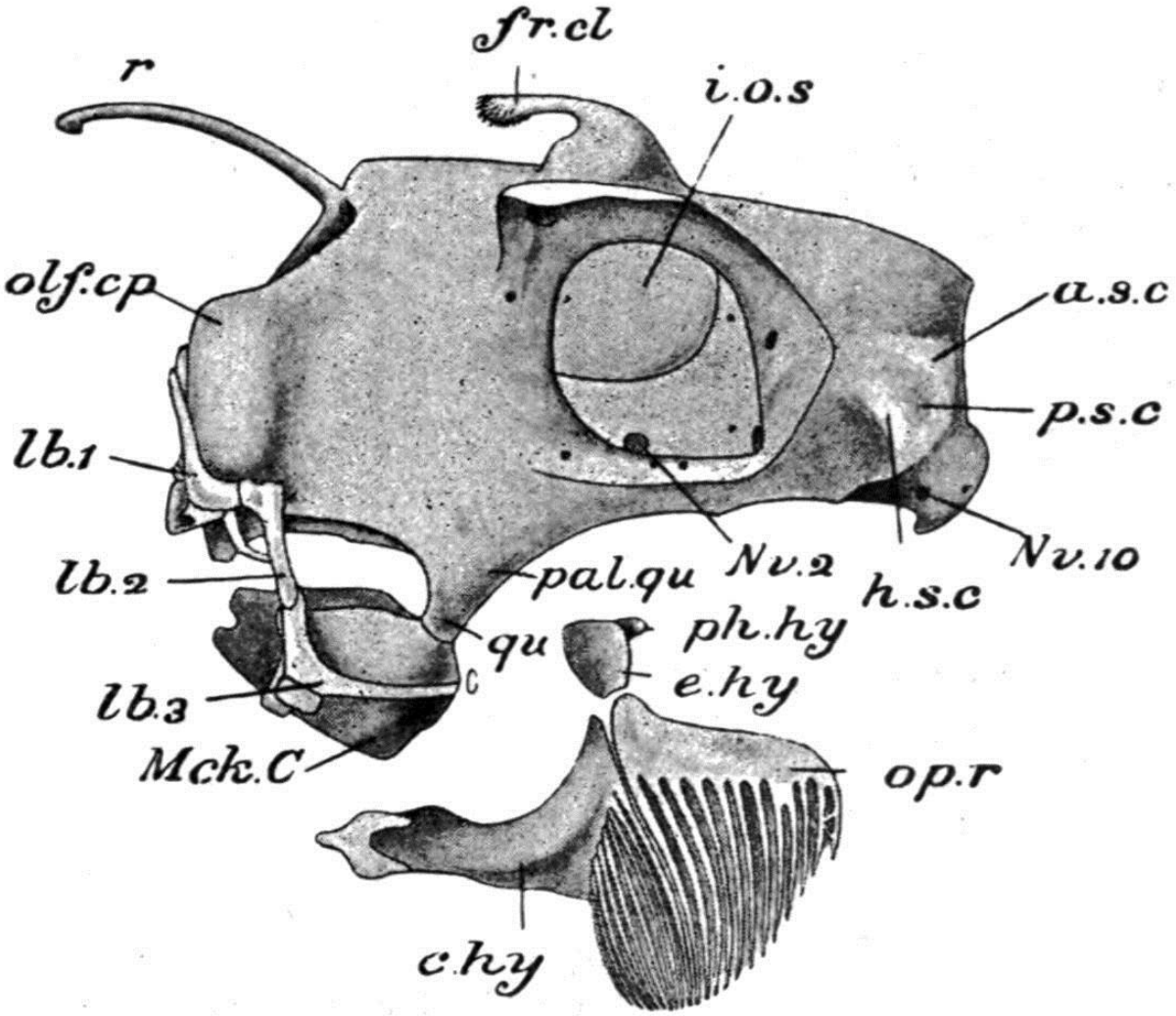
back



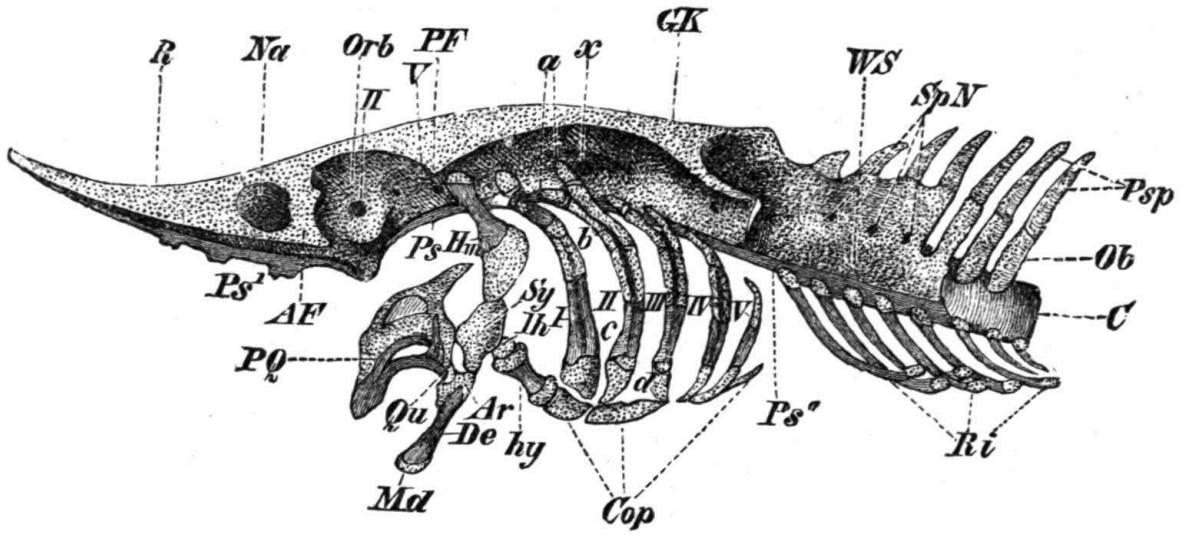
back



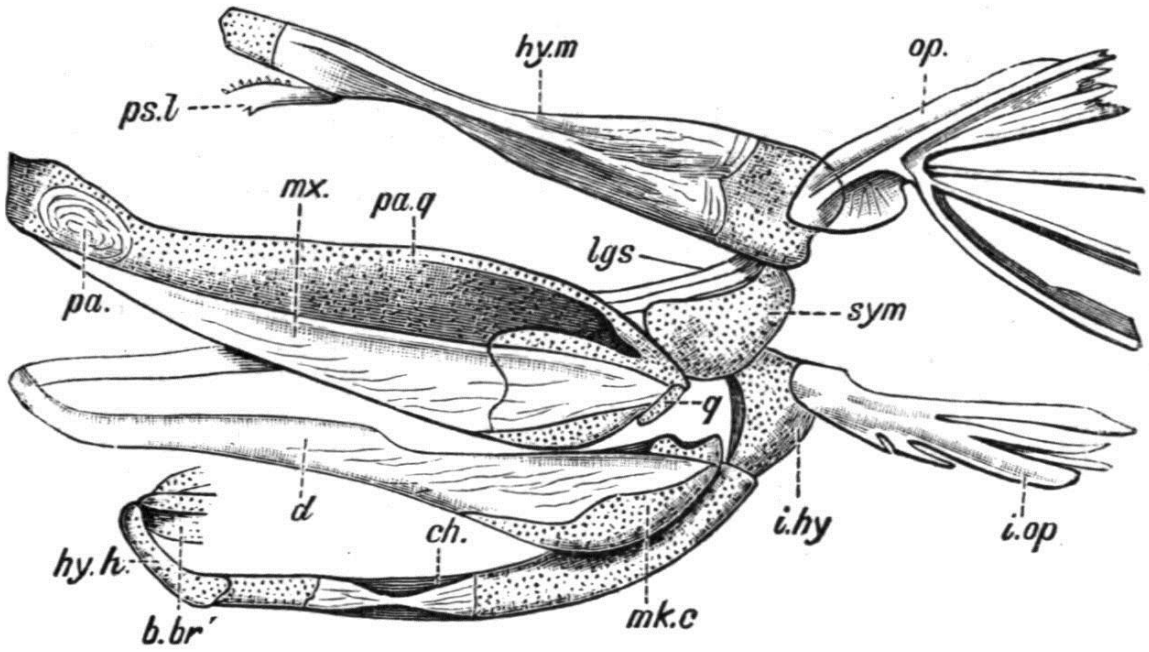
back


fr.cl
r
i.o.s
olf.cp
a.s.c
p.s.c
lb.1
lb.2
pal.qu
Nv.2
h.s.c
Nv.10
qu
ph.hy
e.hy
lb.3
Mck.C
op.r
c.hy

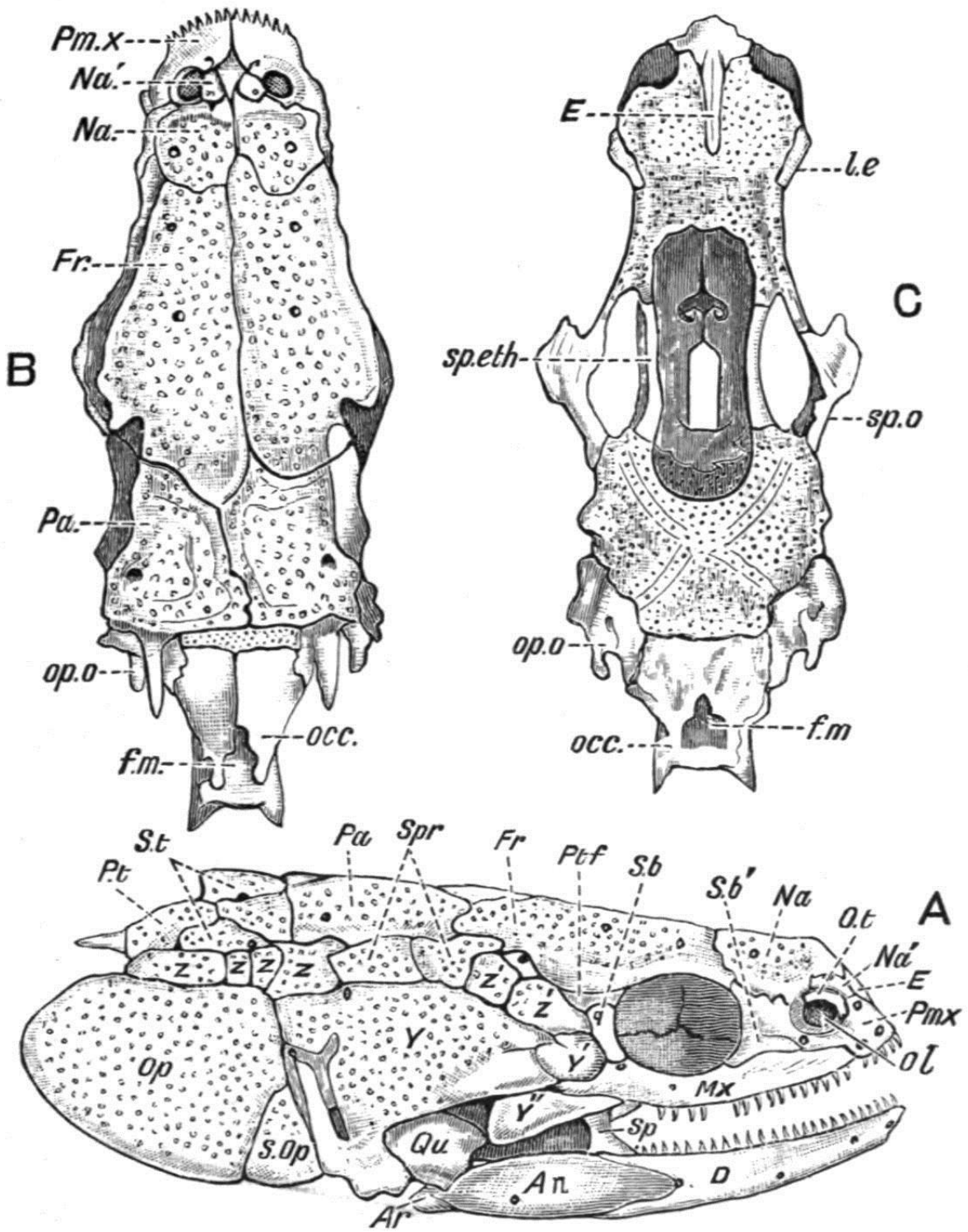
back


R
Na
Orb
PF
V
II
a
x
GK
WS
SpN
Psp
Ob
C
Ps'
AF
PsHm
b
Sy
Ih
II
III
IV
V
c
d
PQ
Qu
Ar
De
hy
Md
Ps''
Cop
Ri

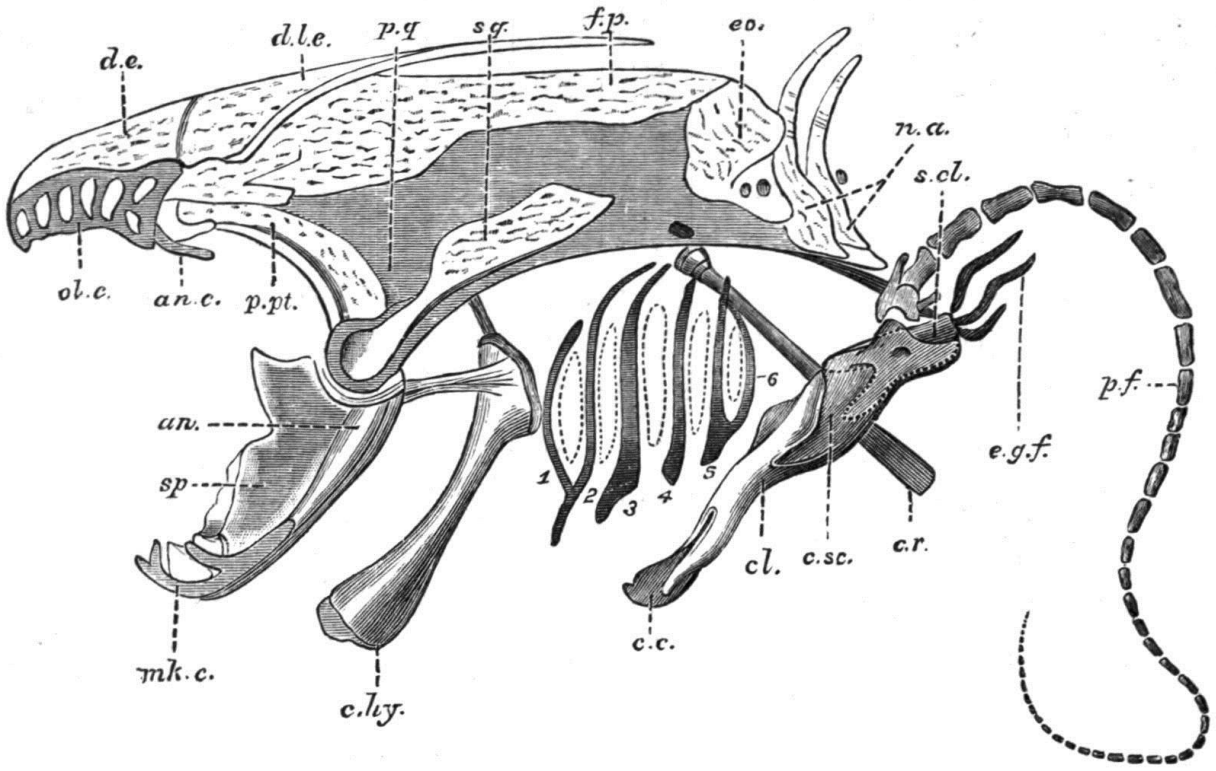
back



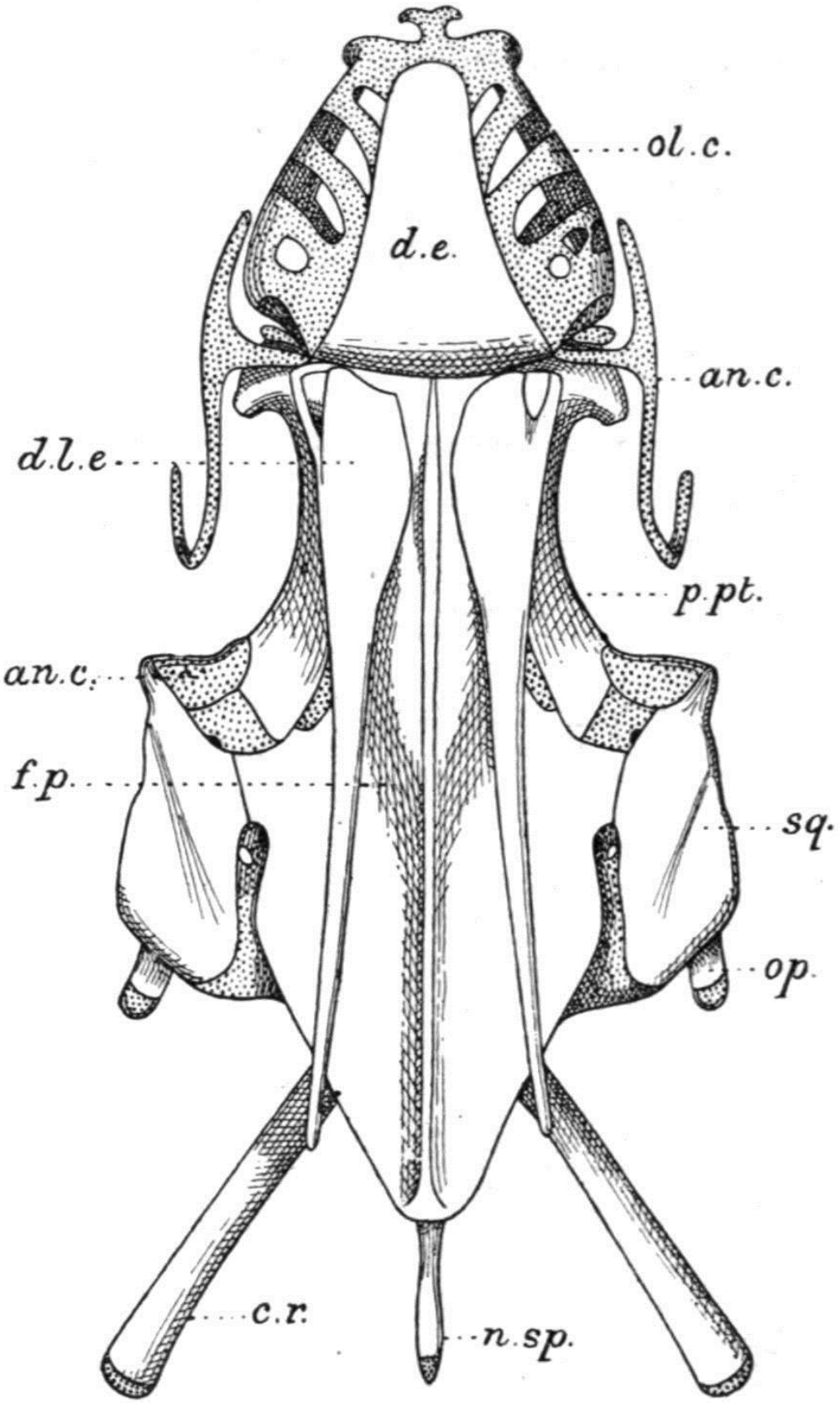
back


B
Pm.x
Na'
Na.
Fr.
Pa.
op.o
occ.
f.m.
C
E
l.e
sp.eth
sp.o
op.o
occ.
f.m
A
St
Pt
Pa
Spr
Fr
Ptf
Sb
Sb'
Na
Ot
Na'
E
Pmx
ol
Mx
Sp
D
An
Ar
Qu
S.Op
Op
Y
Y'
Y''
Z
q

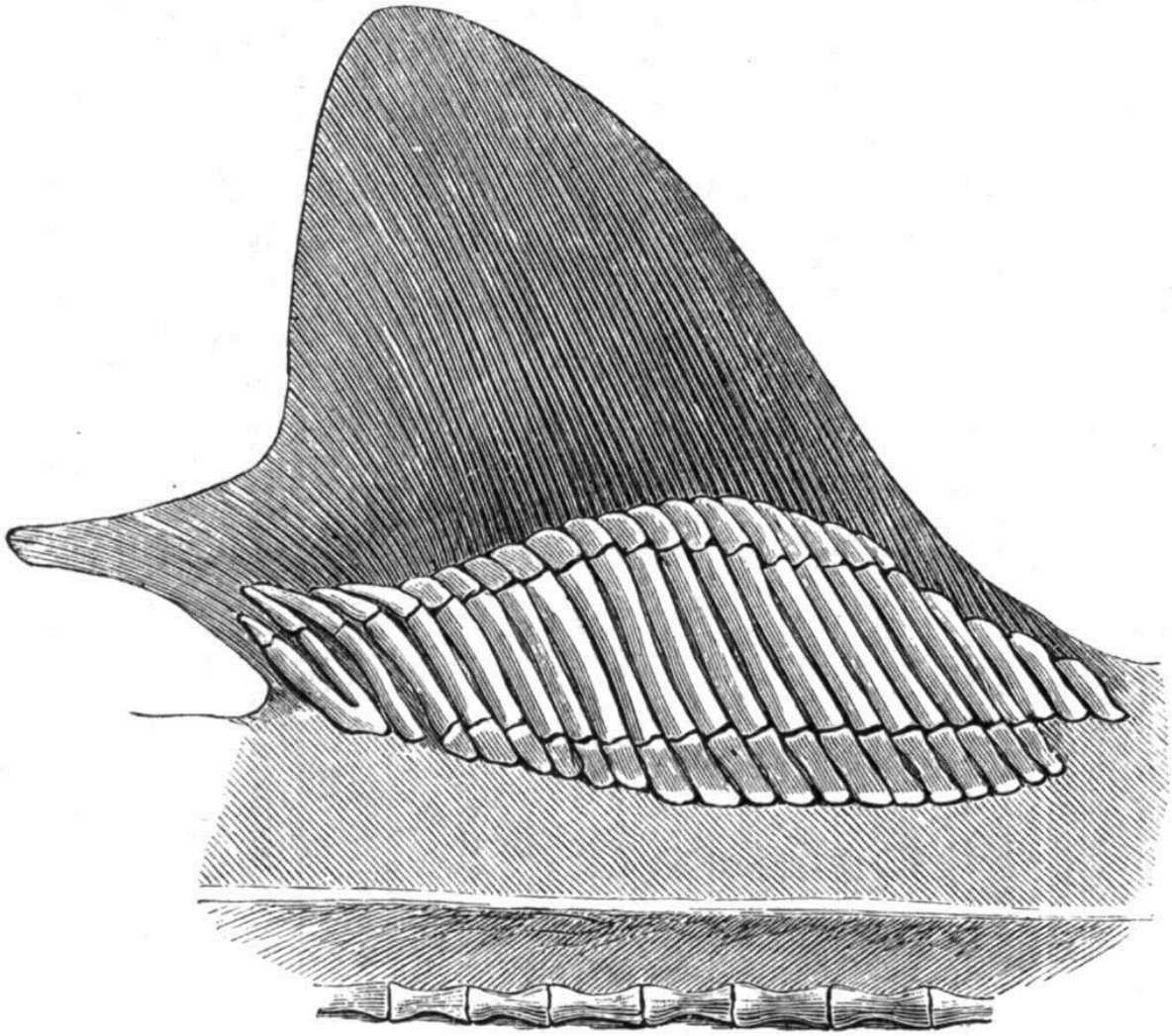
back


d.e.
d.l.e.
p.q
s.q.
f.p.
eo.
n.a.
s.cl.
ol.c.
an.c.
p.pt.
an.
sp
1
2
3
4
5
6
p.f.
e.g.f.
cl.
c.sc.
c.r.
c.c.
mk.c.
c.l.y.

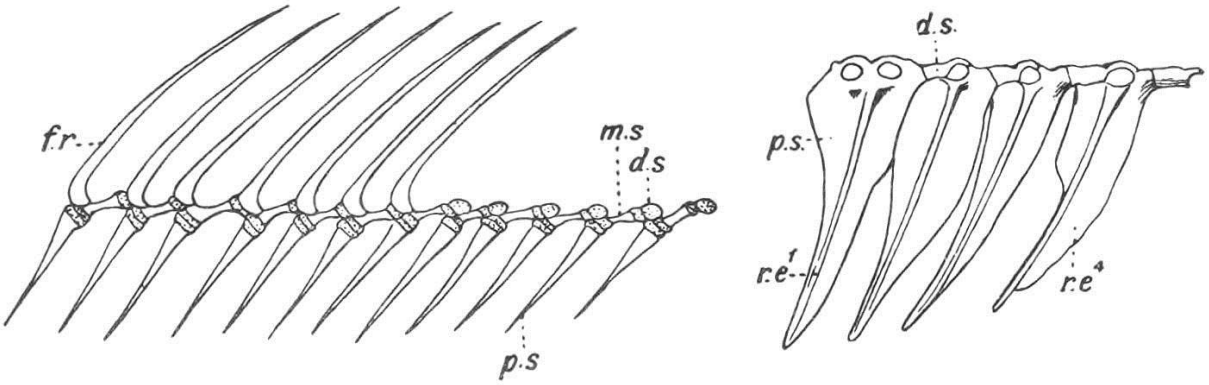
back



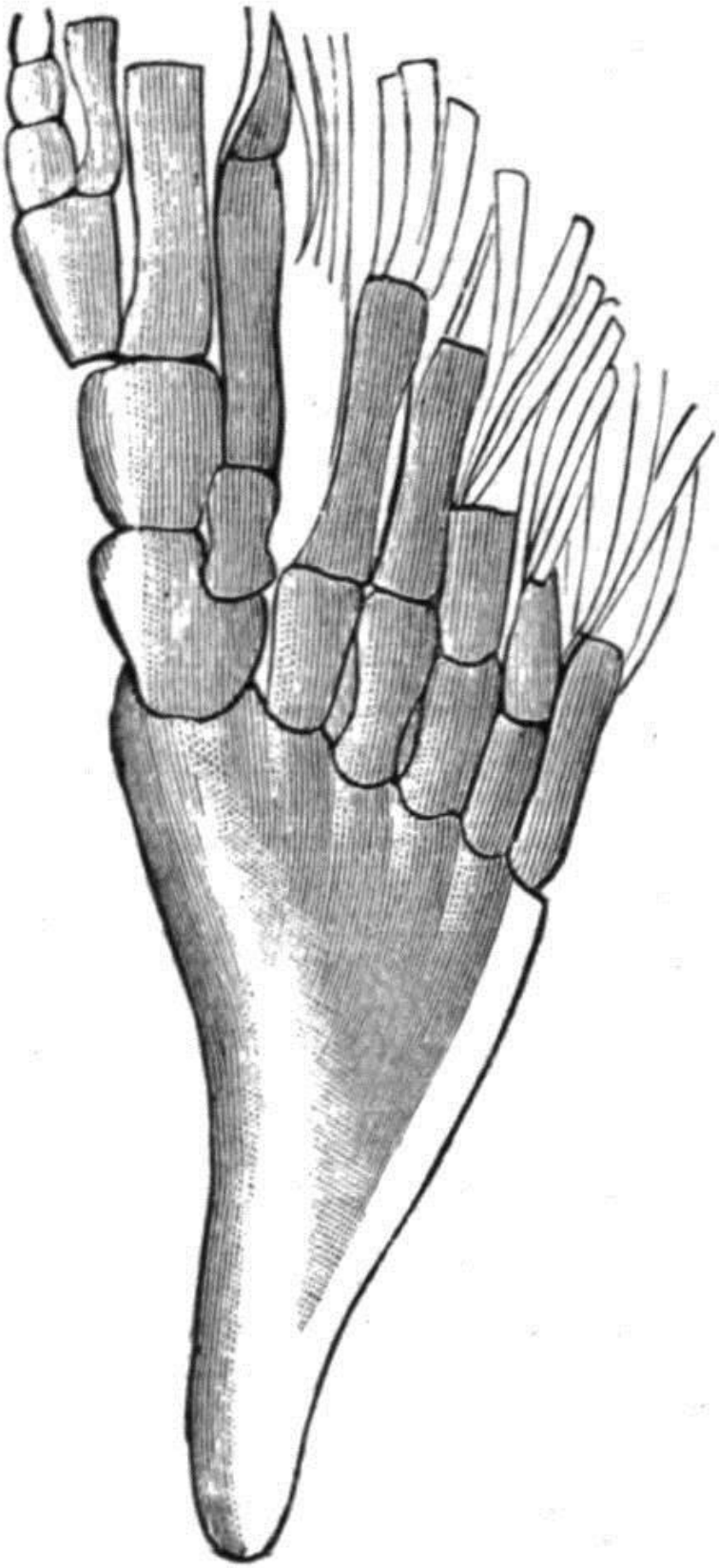
back



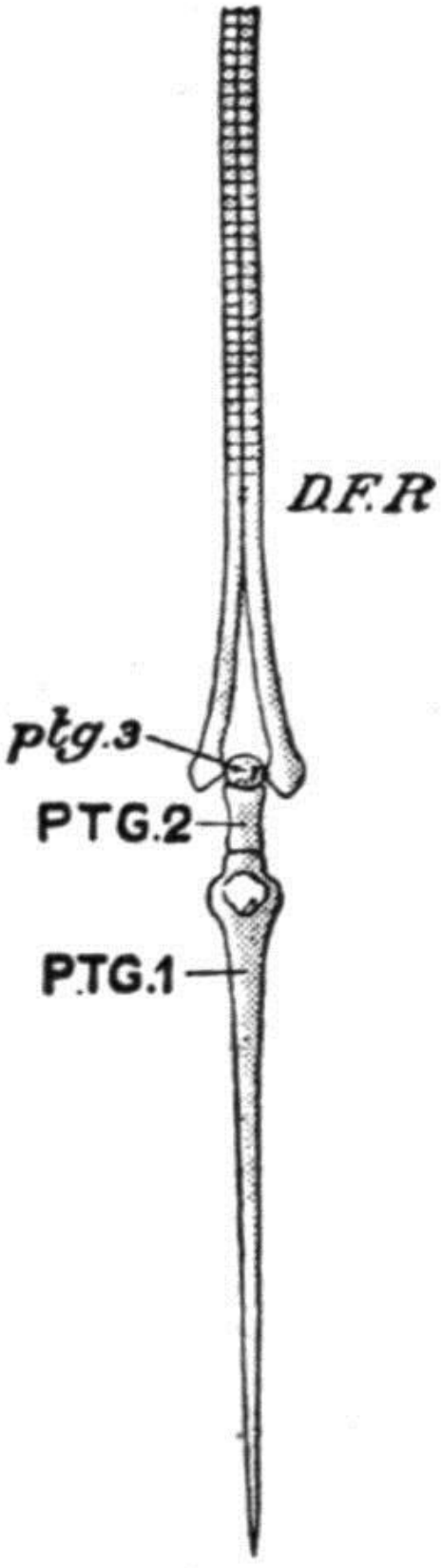
back



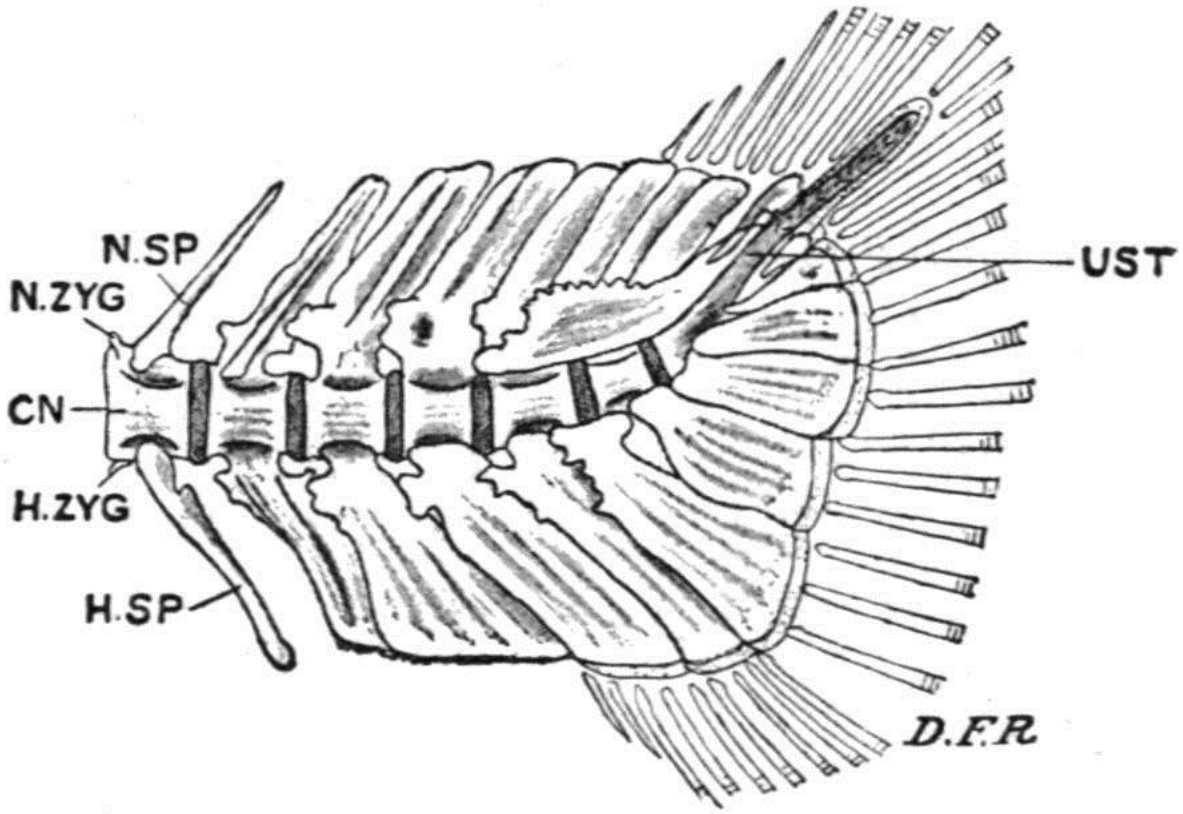
back



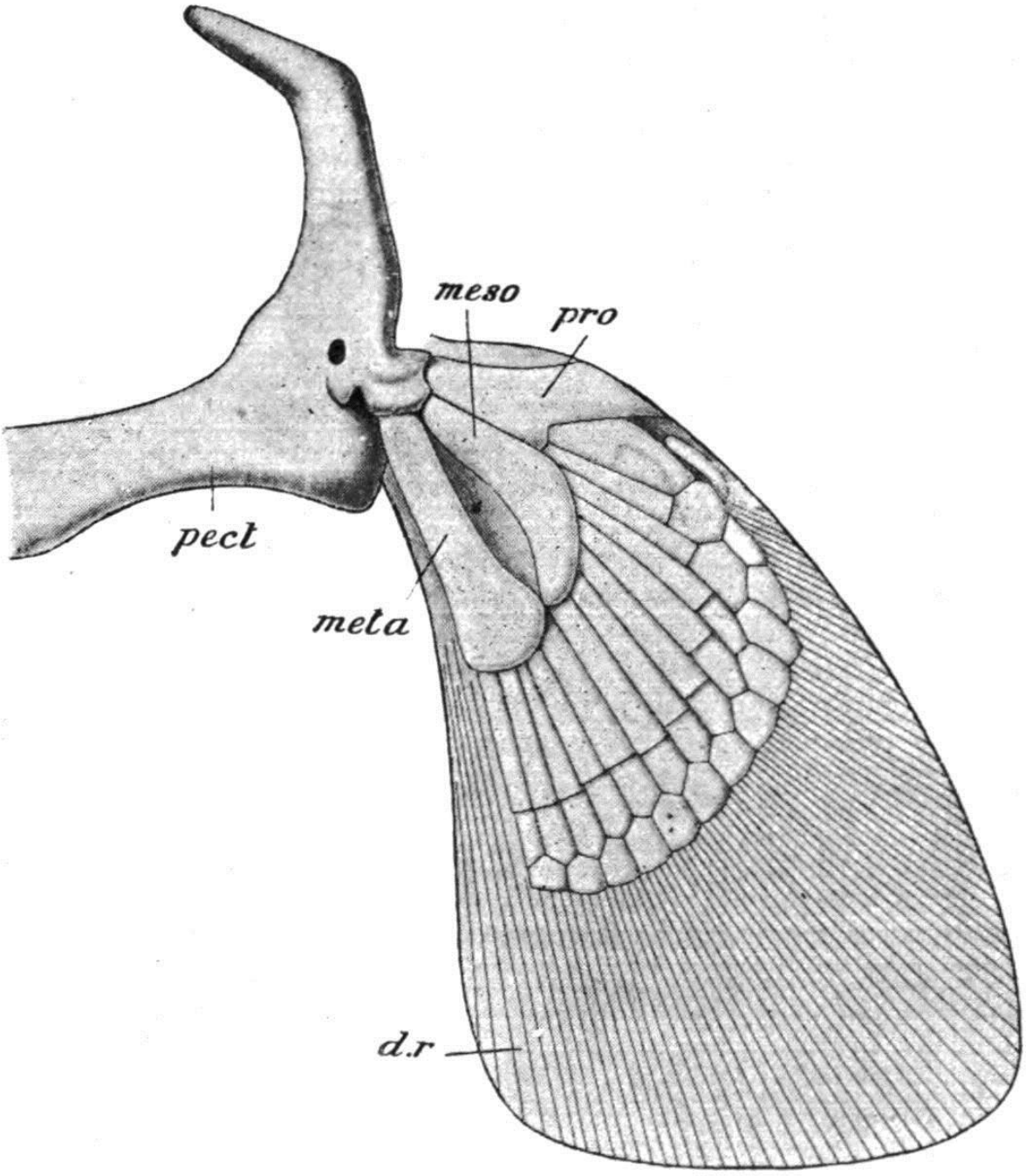
back



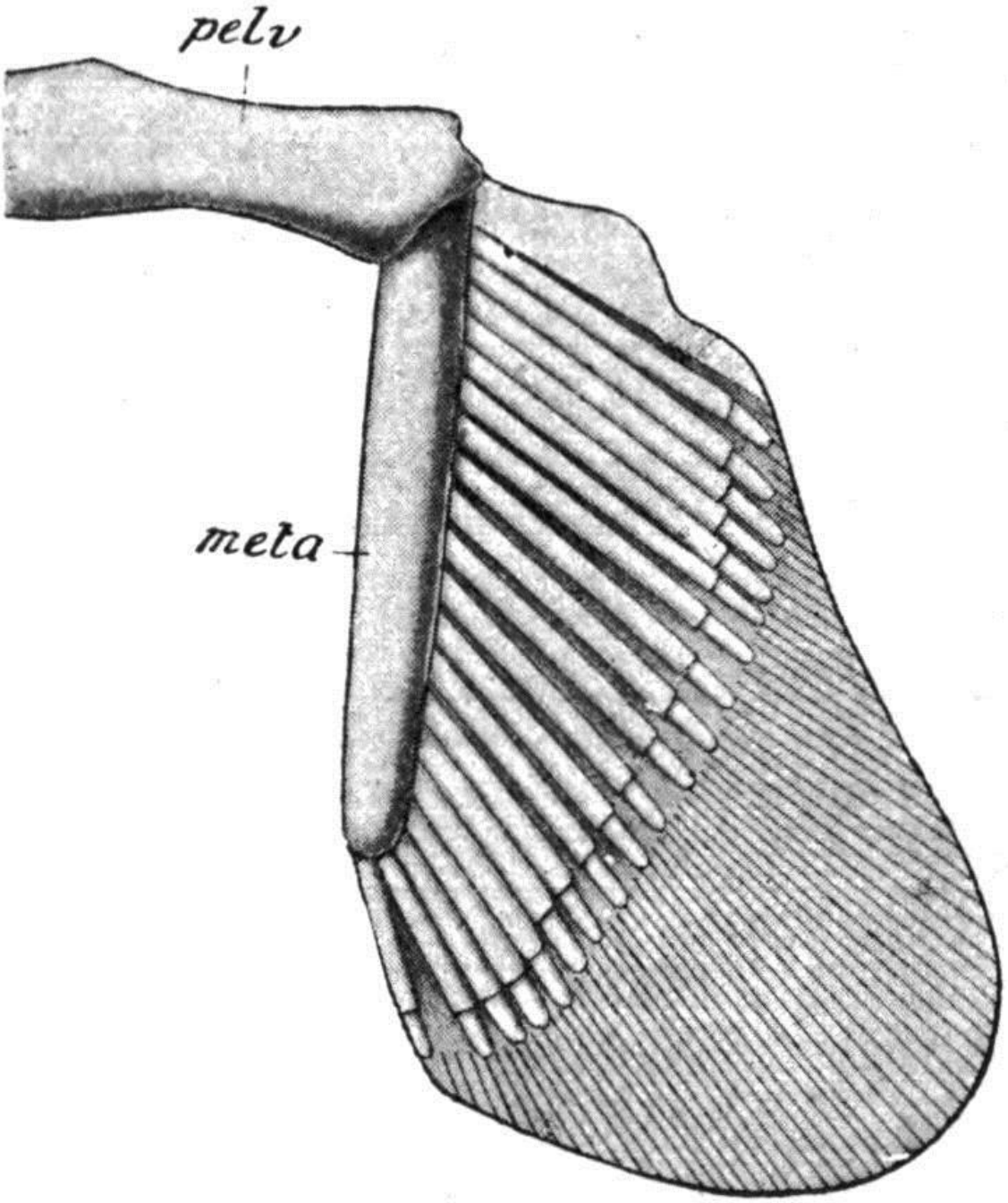
back



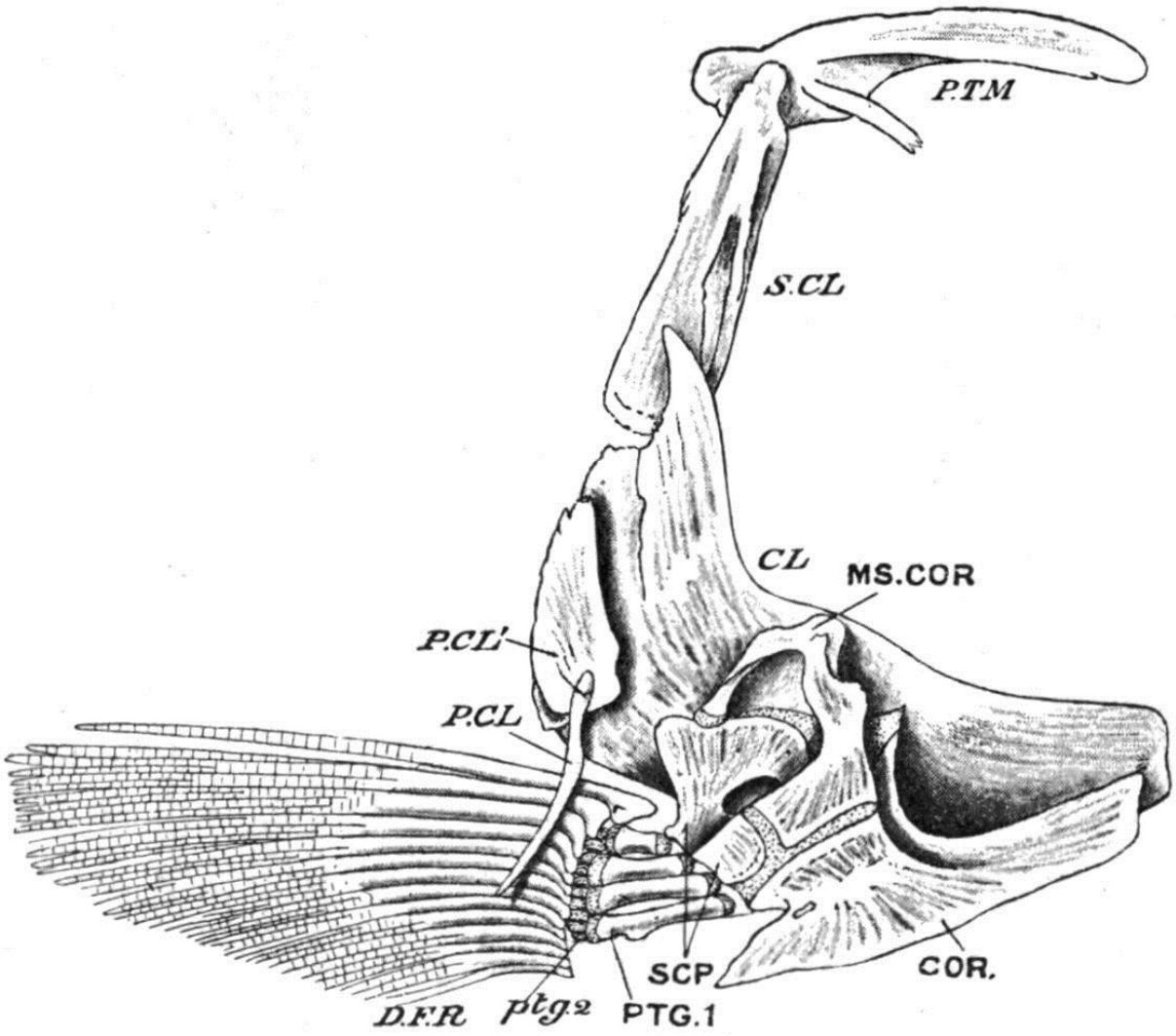
back



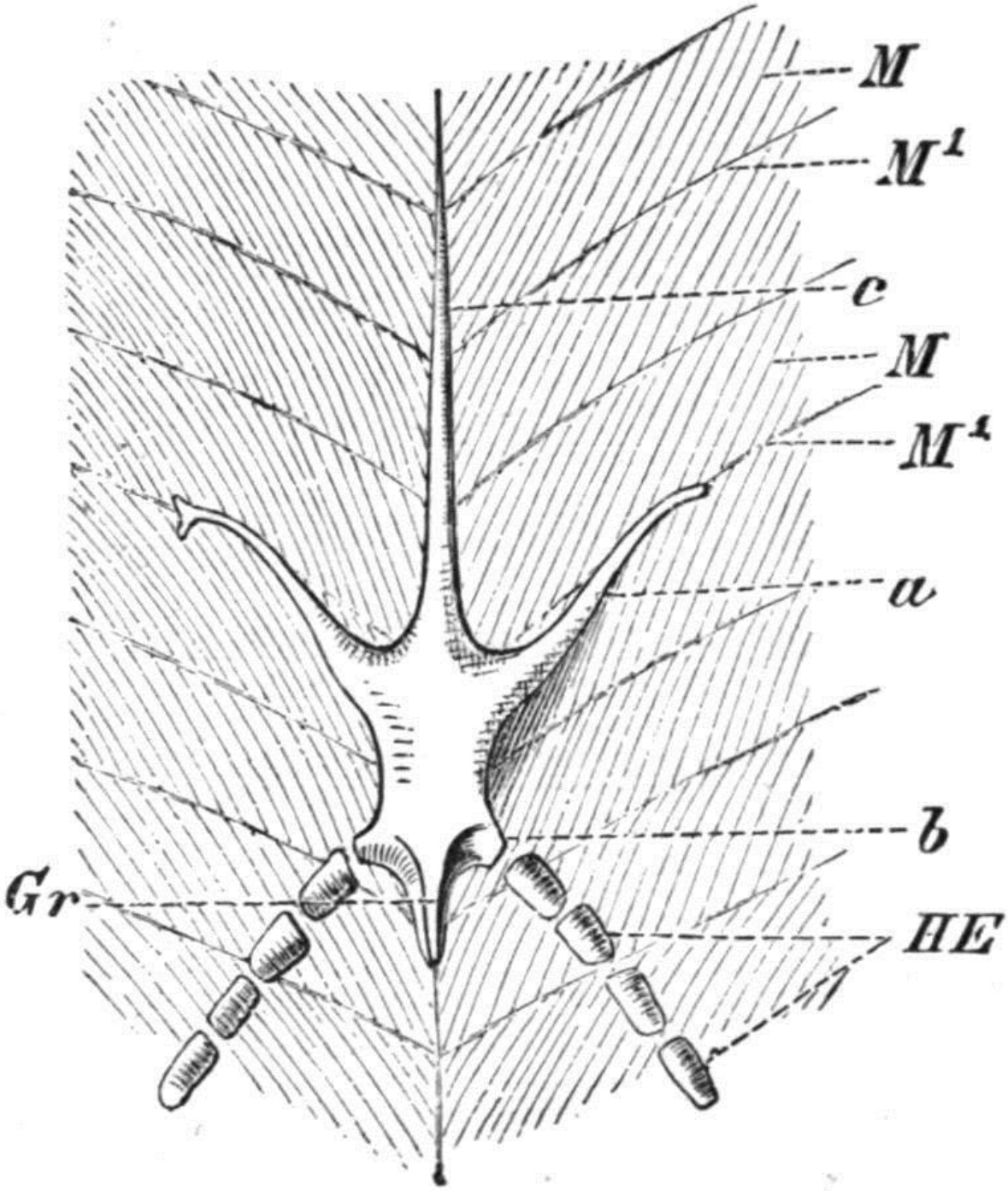
back



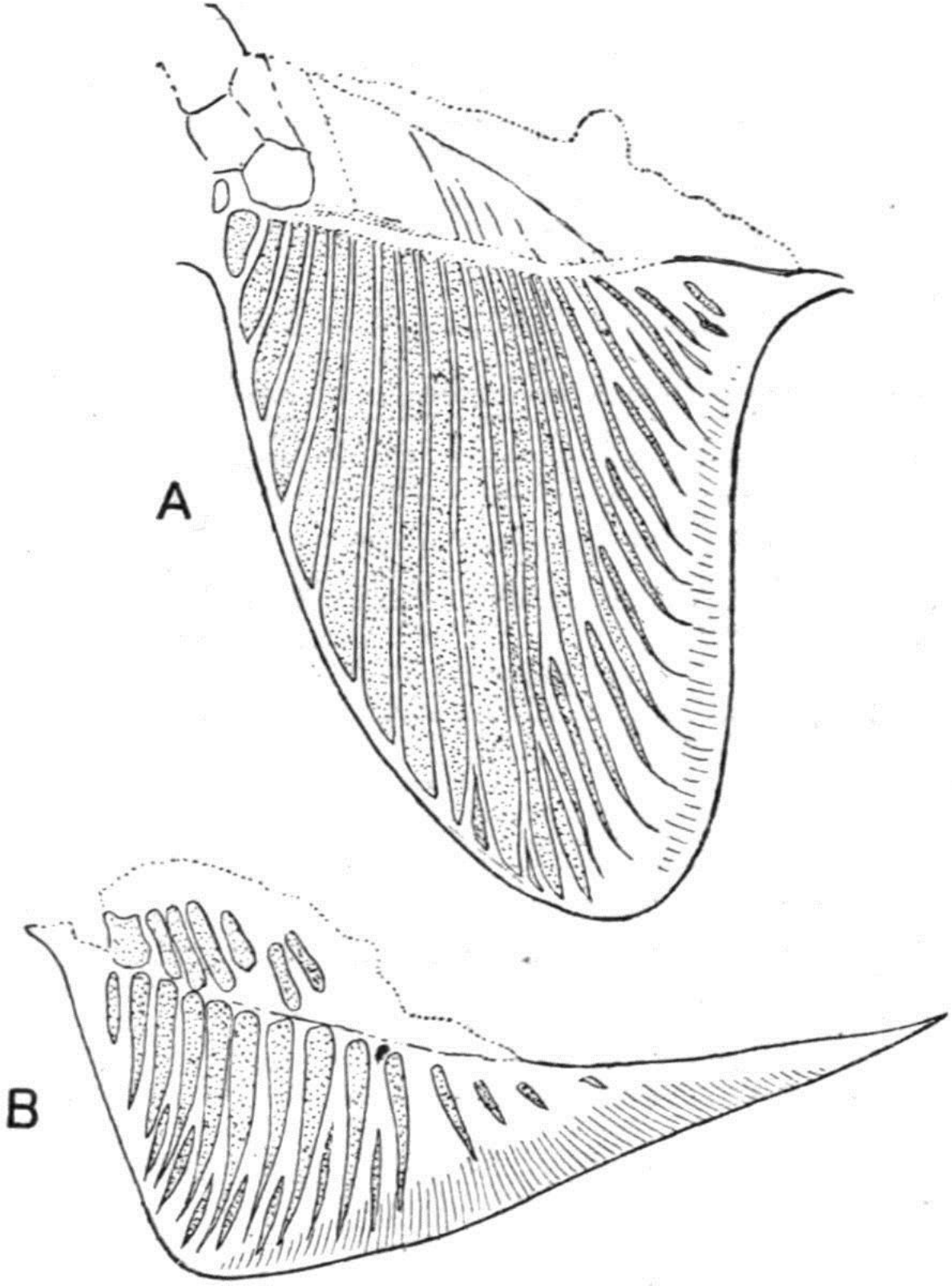
back



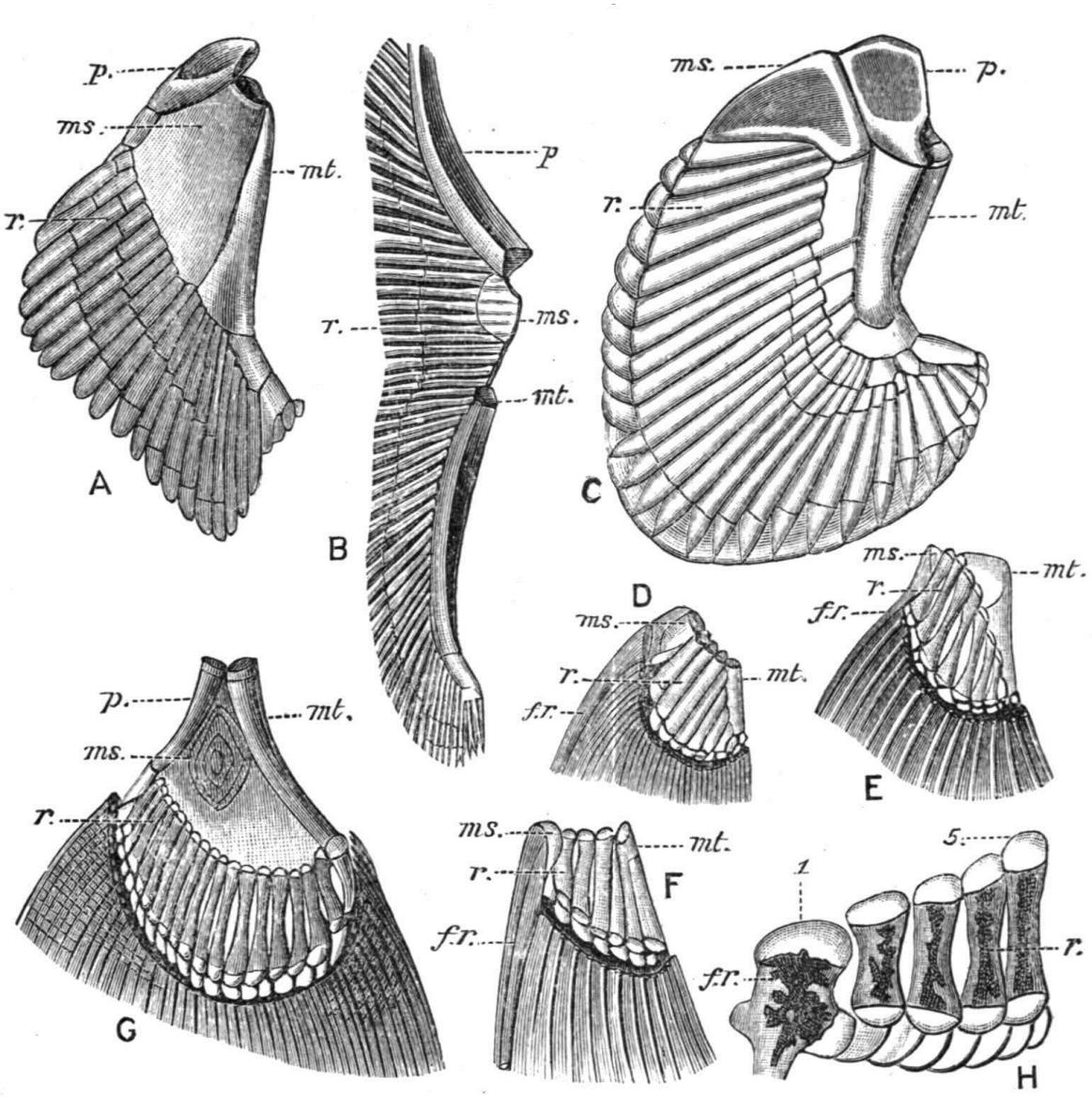
back



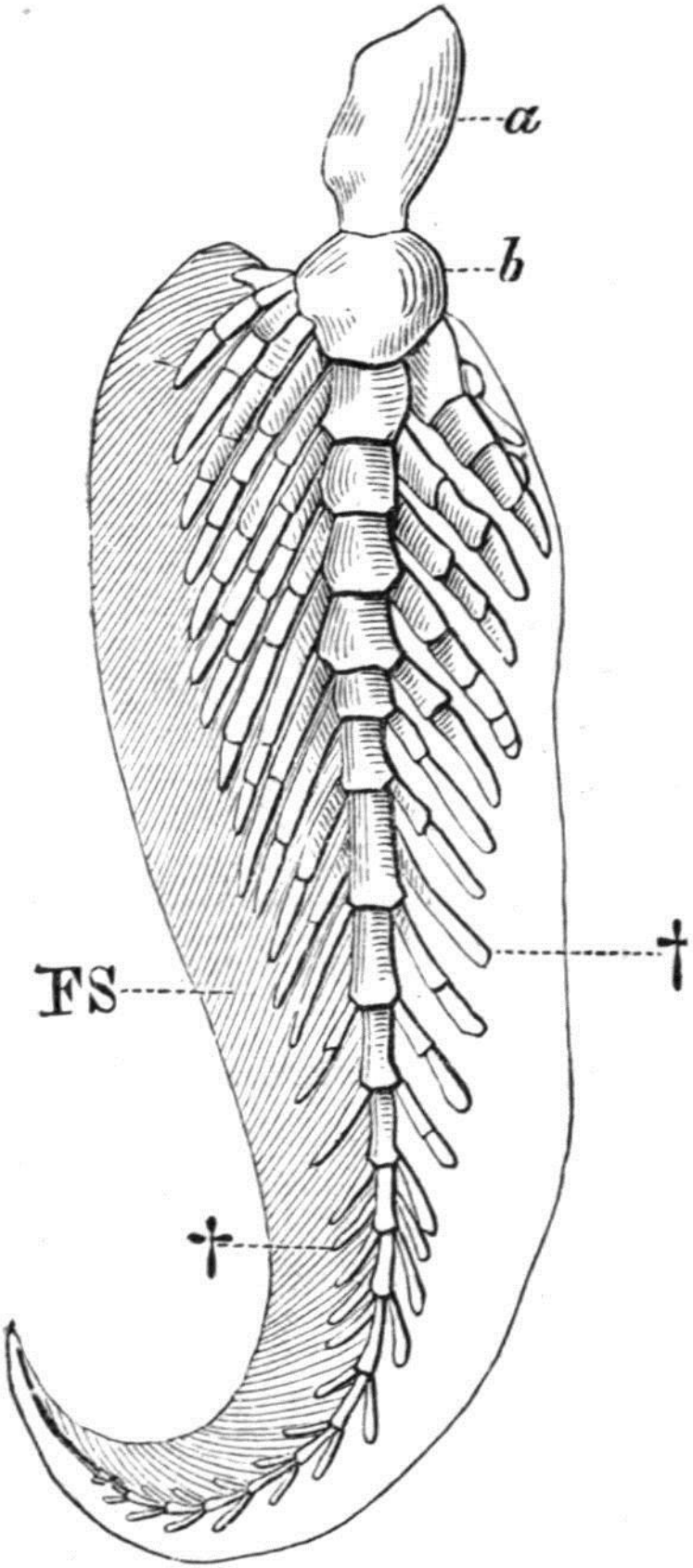
back



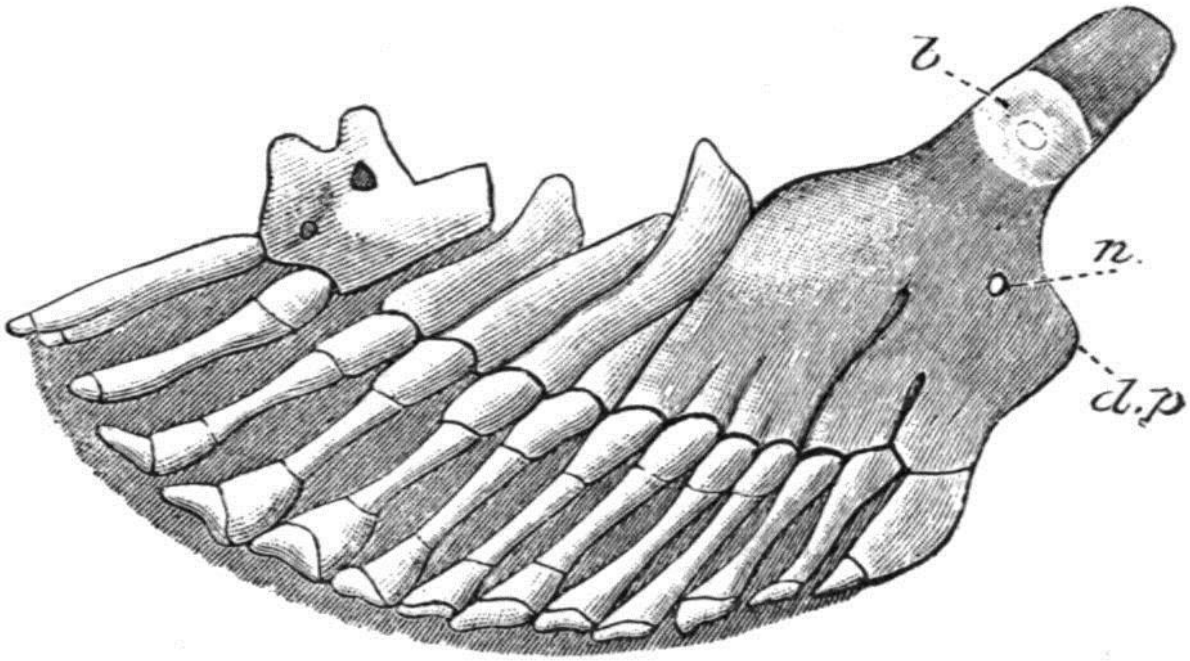
back


p.
ms.
mt.
r.
A
p
r.
ms.
mt.
B
ms.
p.
r.
mt.
C
ms.
r.
f.r.
mt.
D
ms.
r.
mt.
f.r.
E
p.
mt.
ms.
r.
G
ms.
mt.
r.
f.r.
F
5.
1
r.
f.r.
H

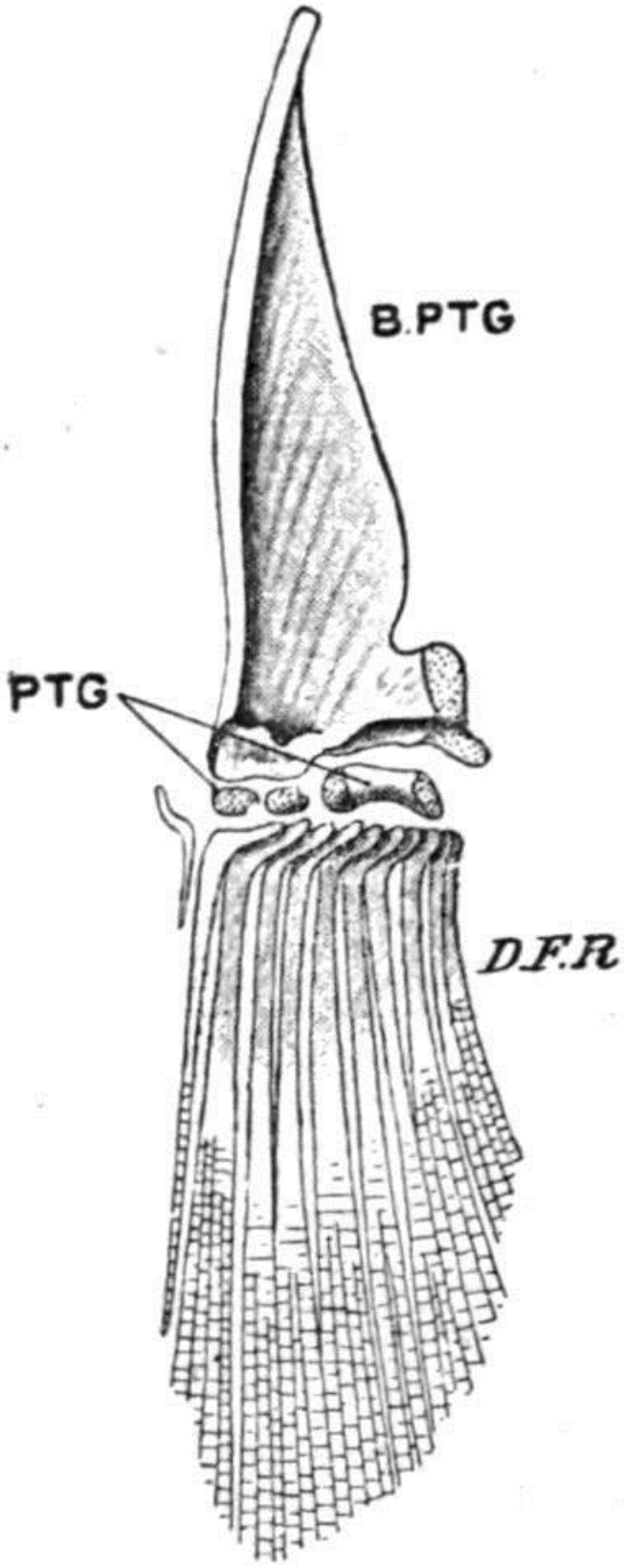
back



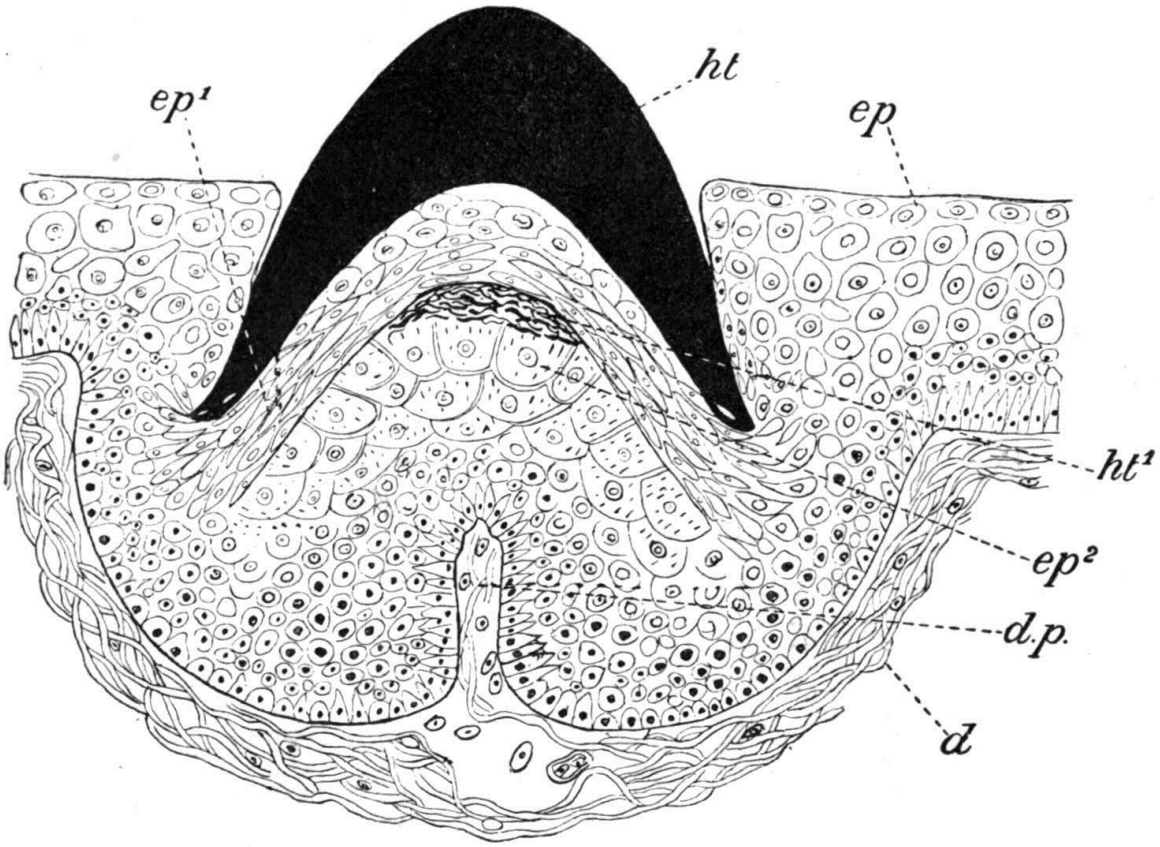
back



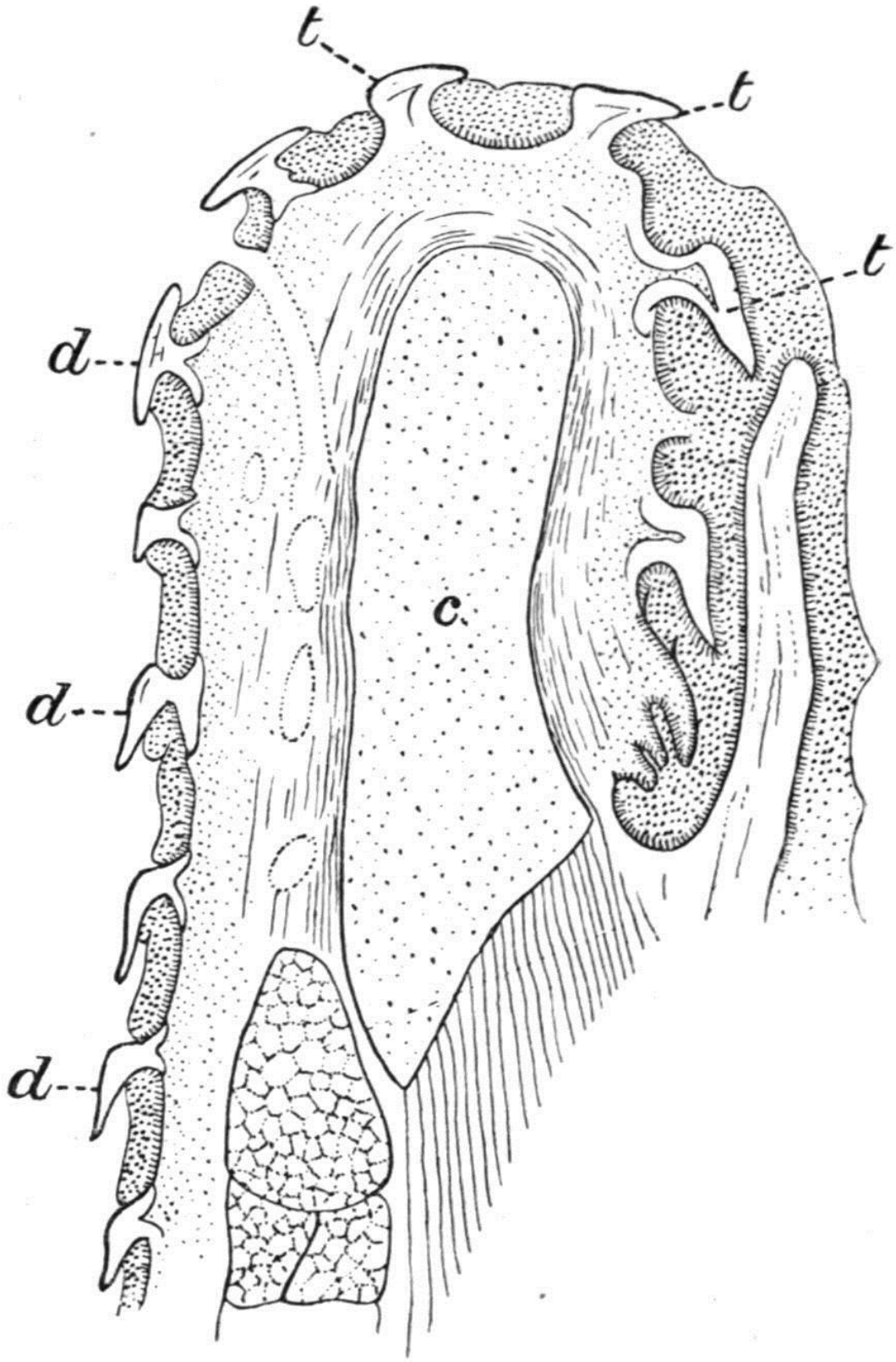
back



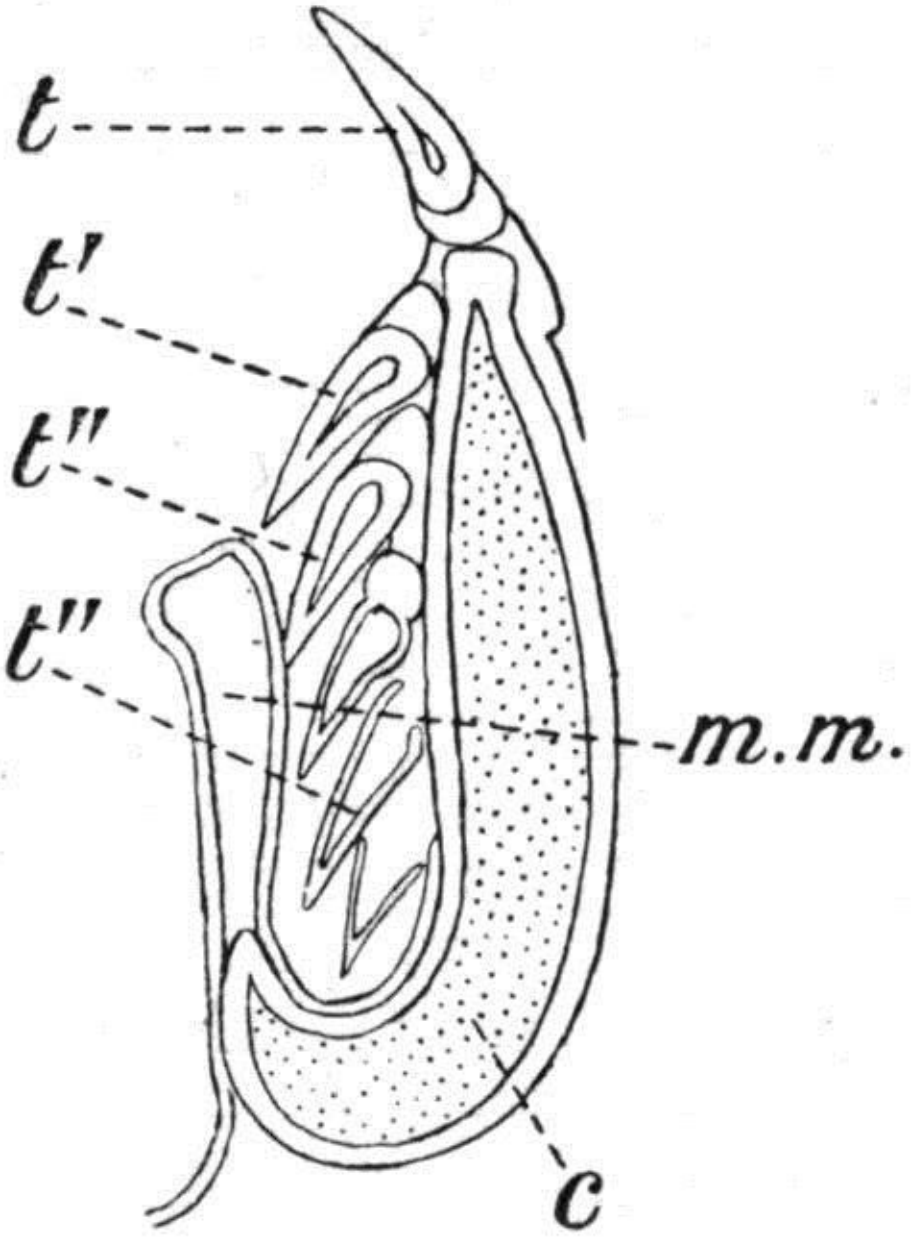
back



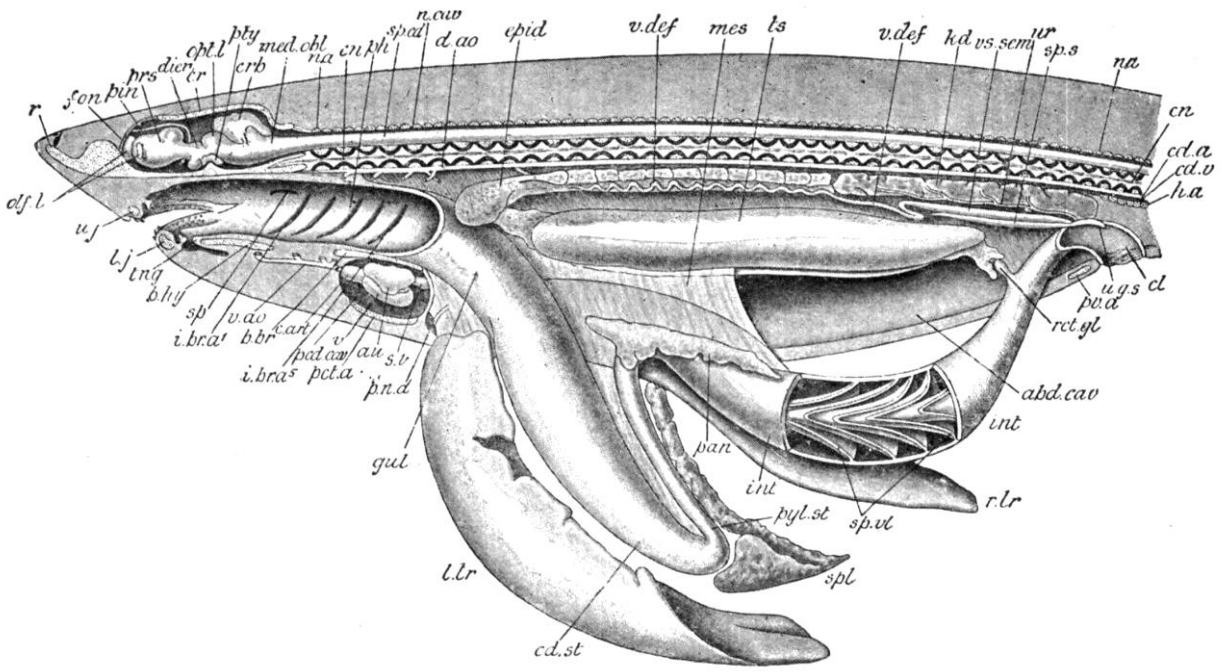
back



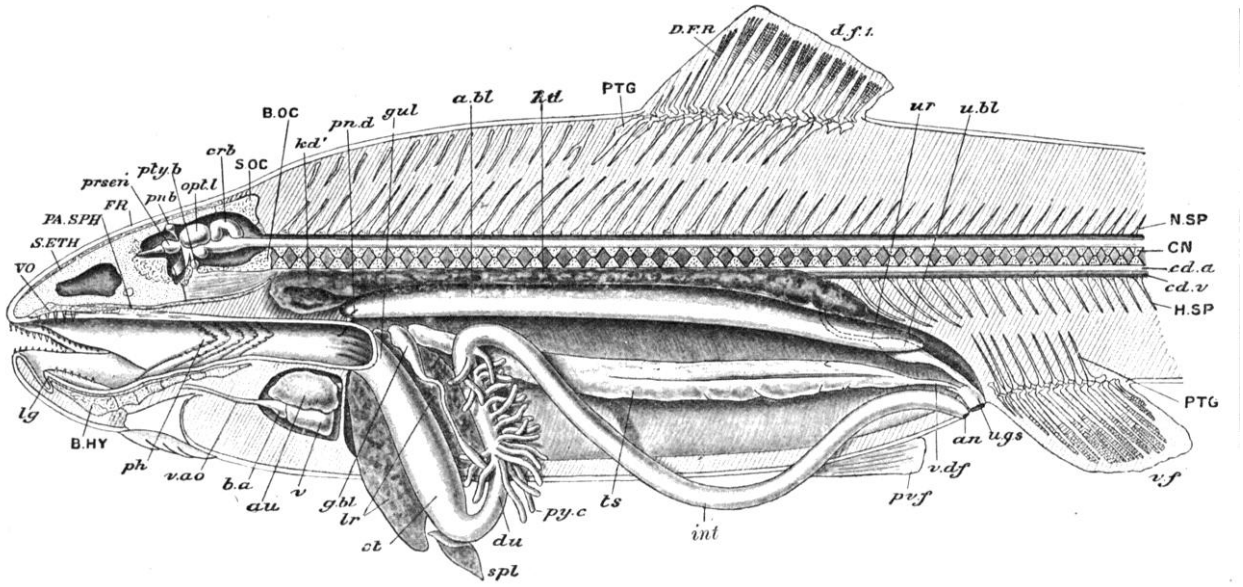
back



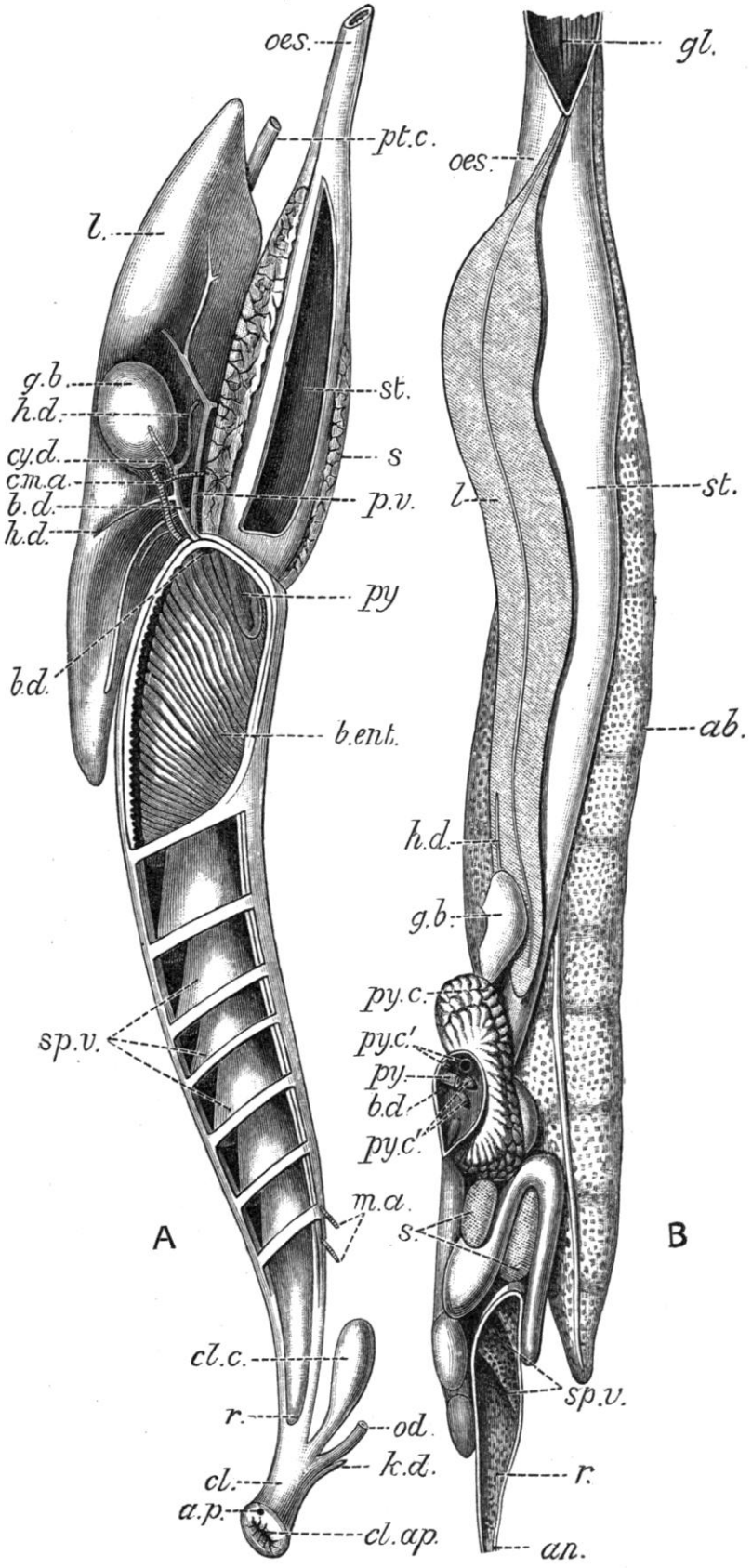
back


n.cav
spat
d.ao
epid
v.def
mes
ts
v.def
k.d
vs.sem
ur
sp.s
na
cn
cd.a
cd.v
h.a
r.
son
pin
prs
dien
cr
opt.l
pty
crb
med.obl
na
cn
ph
olf.l
u.j
l.j
tng
b.hy
sp
v.ao
i.br.a¹
b.br
c.ar
v
pal.av
au
s.v
i.br.a²
pct.a
p.n.d
gul
l.lr
cd.st
pan
int
pyl.st
sp.vl
spl
r.lr
abd.cav
int
rct.gl
pv.a
u.g.s
cl

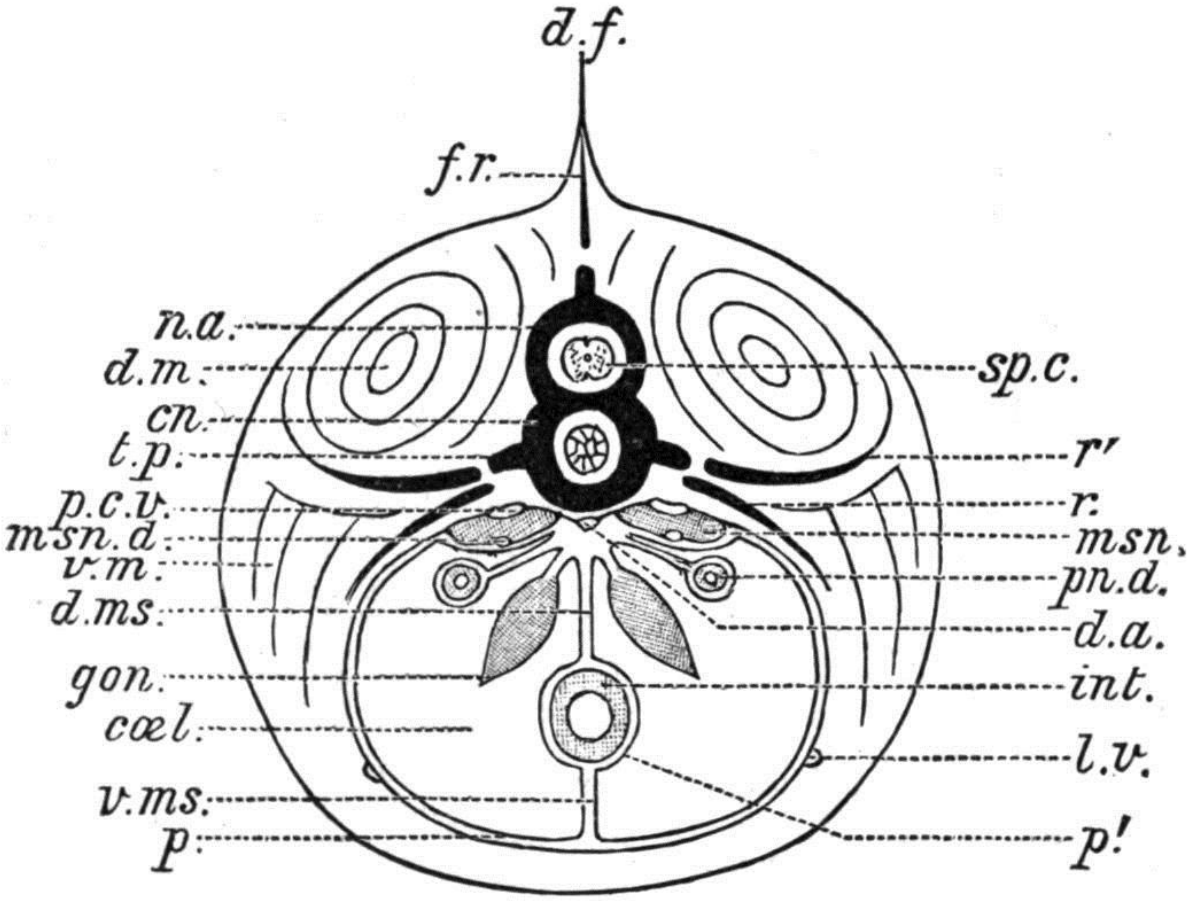
back


D.F.R
d.f.l
PTG
B.OC
pn.d
gul
a.bl
l.bl
ur
u.bl
crb
kd
S.OC
prsen
pty.b
opt.l
pnb
FR
PA.SPH
S.ETH
VO
N.SP
CN
cd.a
cd.v
H.SP
PTG
lg
B.HY
ph
v.ao
b.a
au
v
g.bl
lr
ct
du
spl
py.c
ts
int
an
ugs
v.df
pv.f
v.f

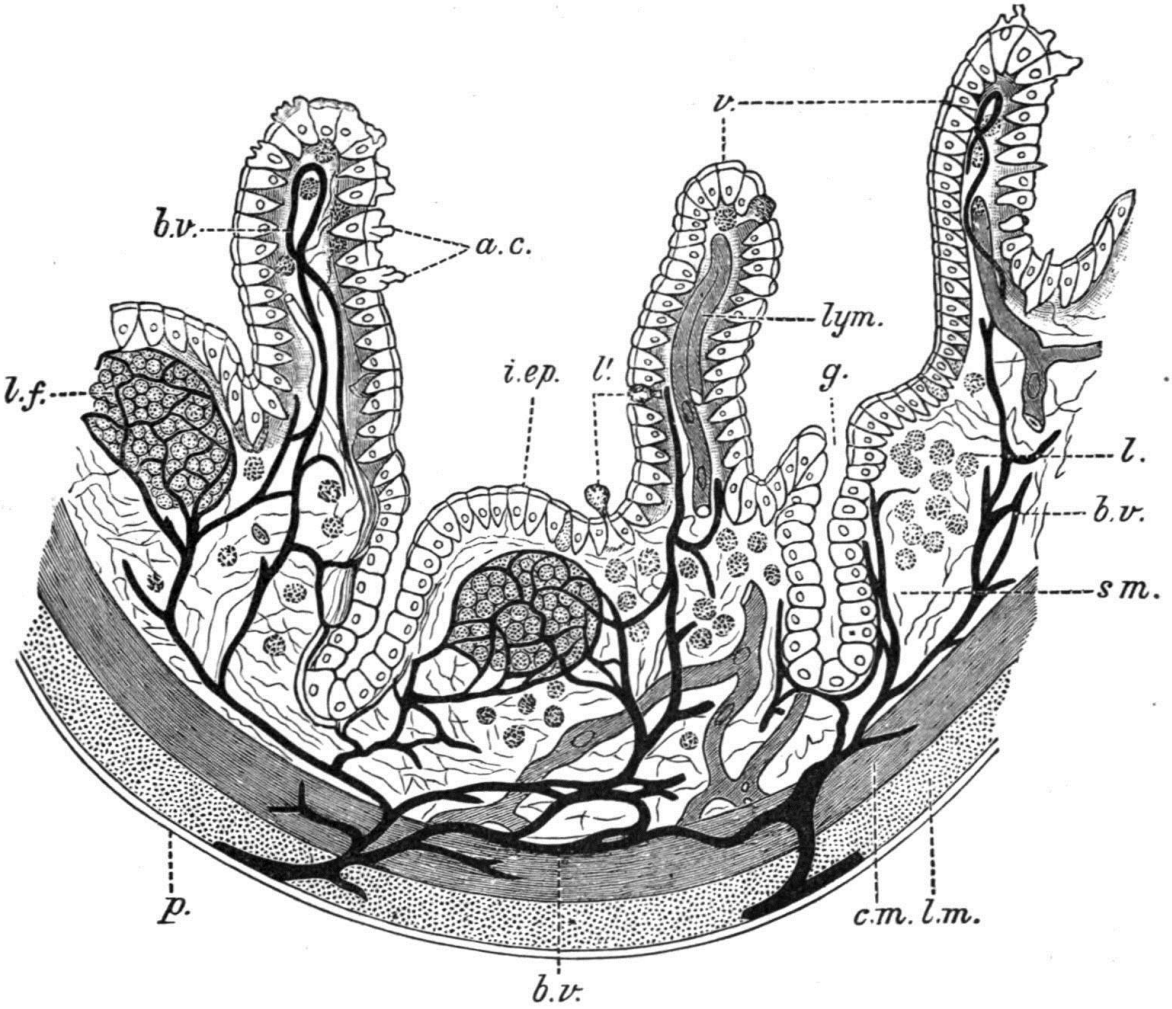
back


oes.
pt.c.
l.
g.b.
h.d.
cy.d.
c.m.a.
b.d.
h.d.
st.
s
p.v.
py
b.d.
b.ent.
sp.v.
m.a.
A
cl.c.
r.
od.
k.d.
cl.
a.p.
cl.ap.
gl.
oes.
l
st.
ab.
h.d.
g.b.
py.c.
py.c'
py.
b.d.
py.c'
s.
B
sp.v.
r.
an.

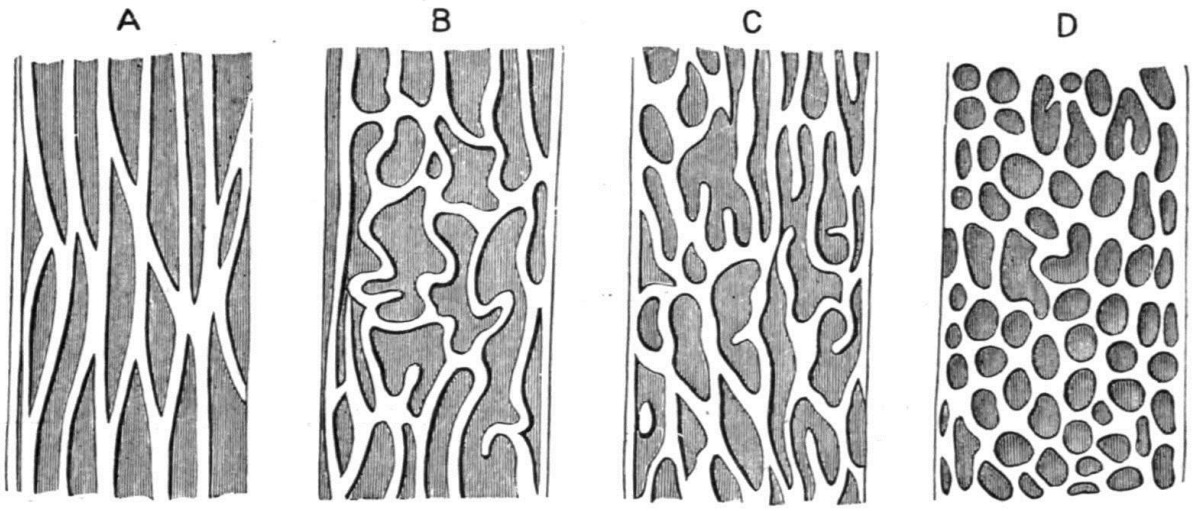
back


d.f.
f.r.
n.a.
d.m.
cn.
t.p.
p.c.v.
msn.d.
v.m.
d.ms.
gon.
cœl.
v.ms.
p.
sp.c.
r'
r.
msn.
pn.d.
d.a.
int.
l.v.
p'

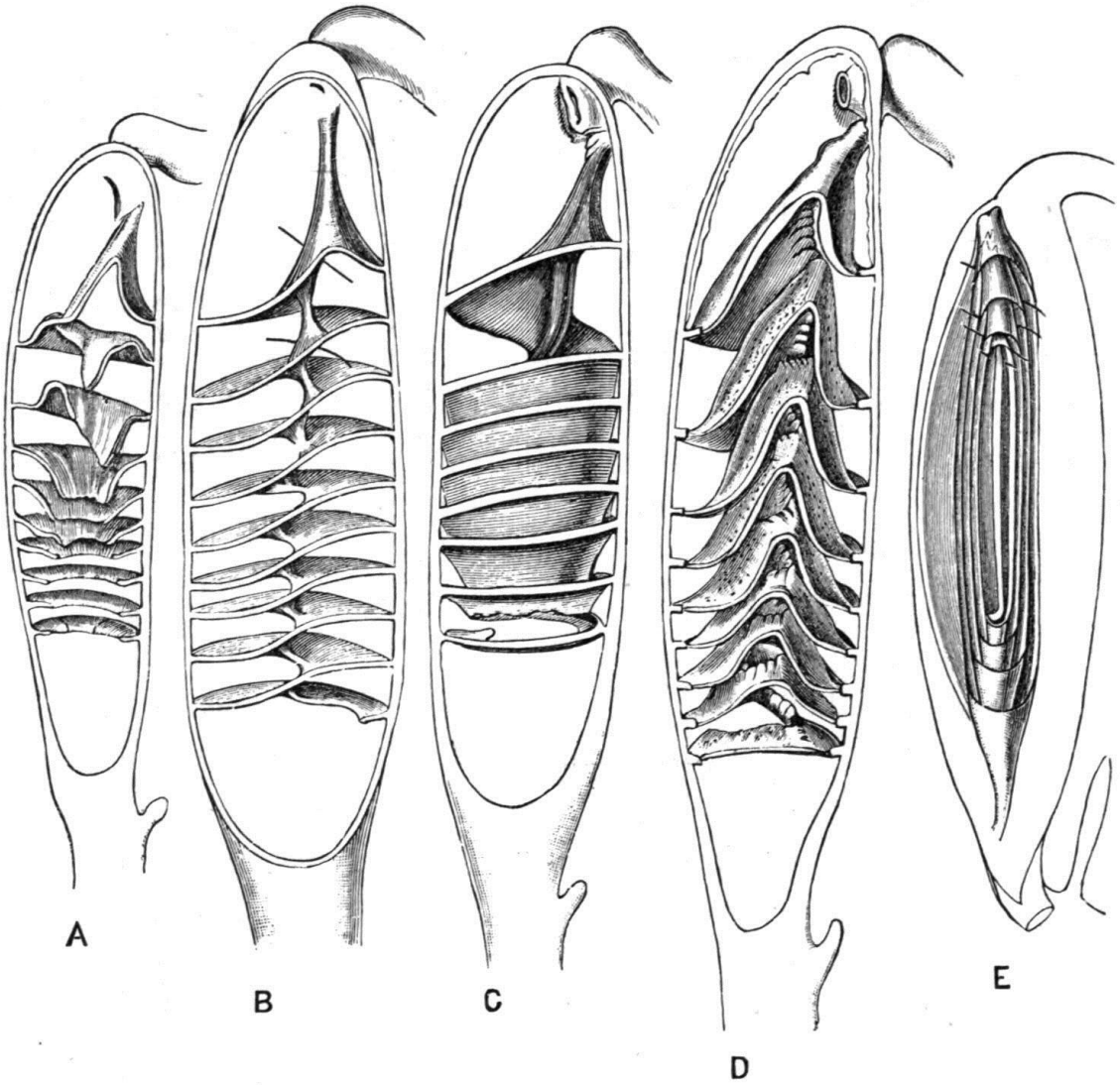
back



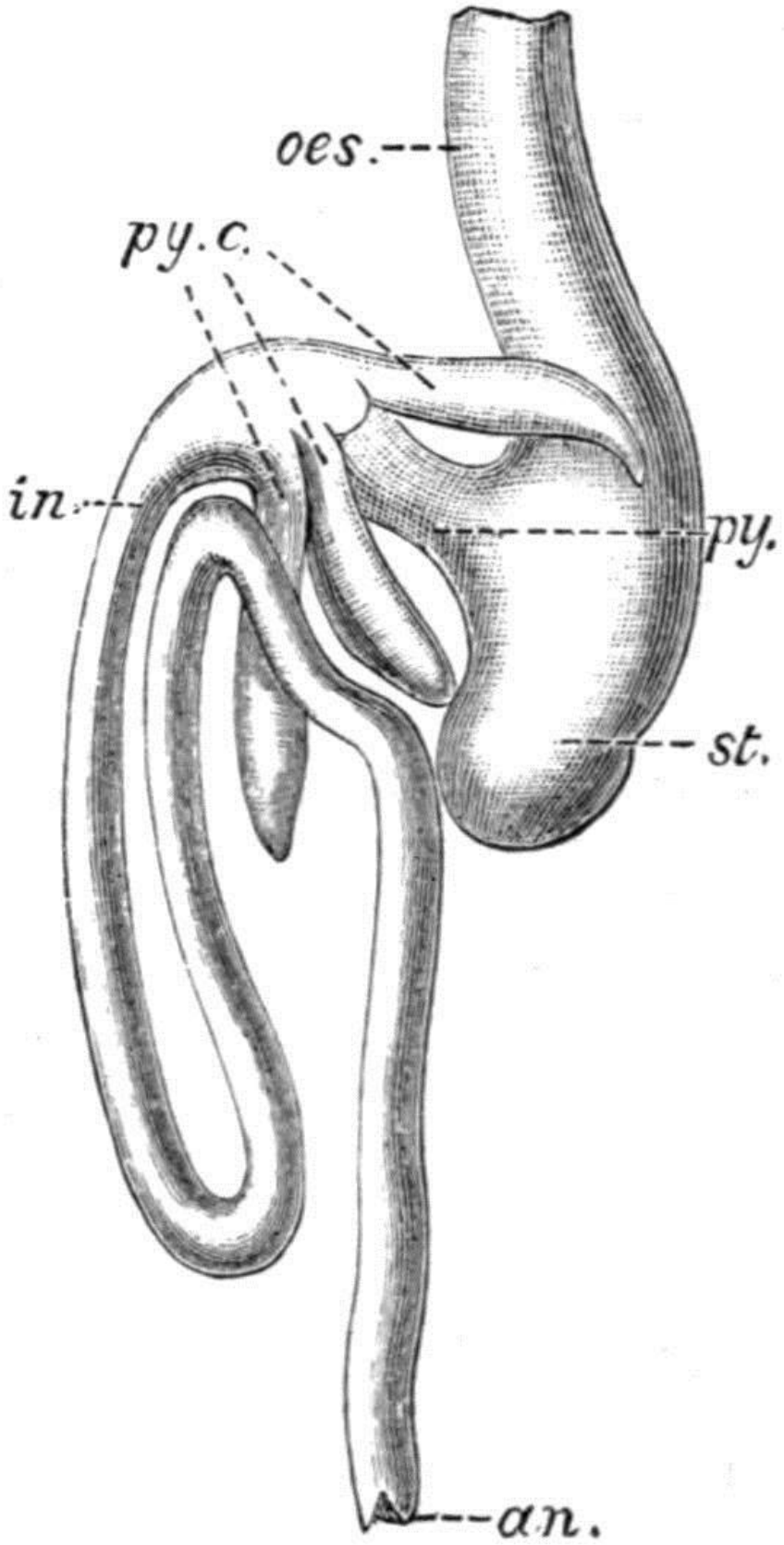
back



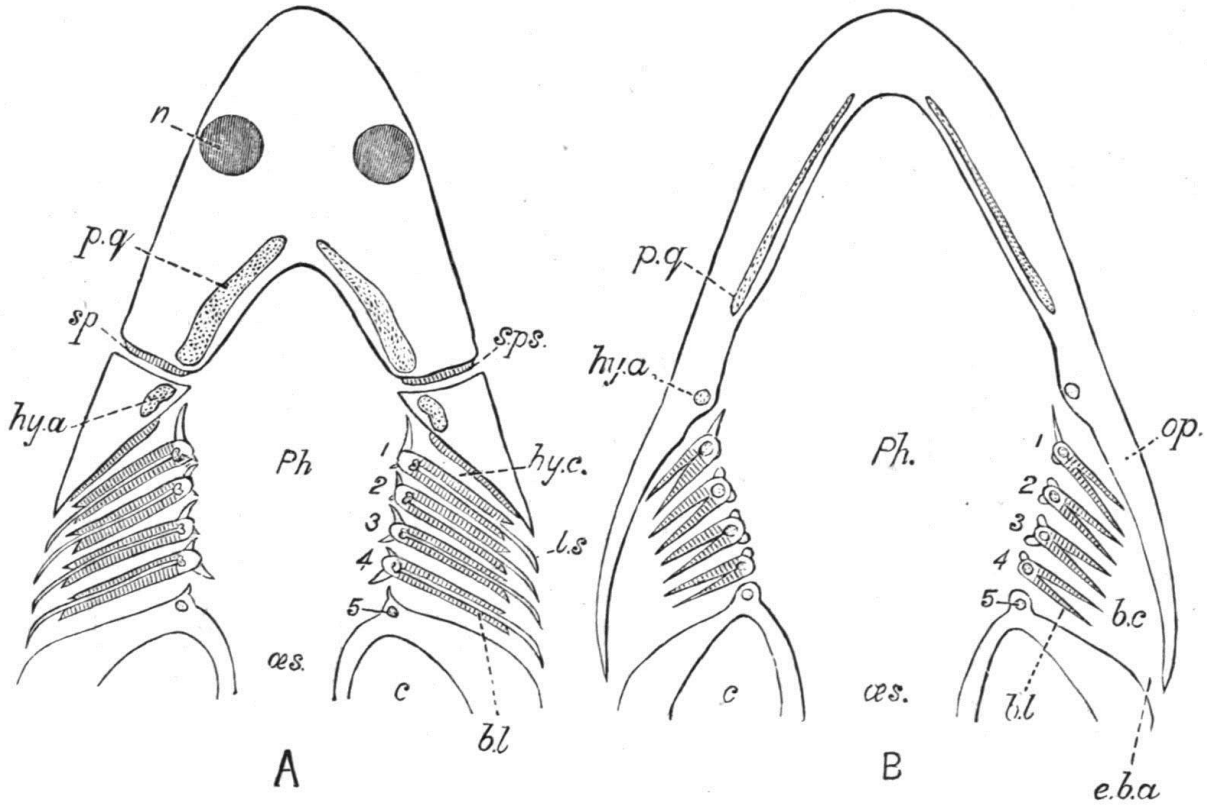
back



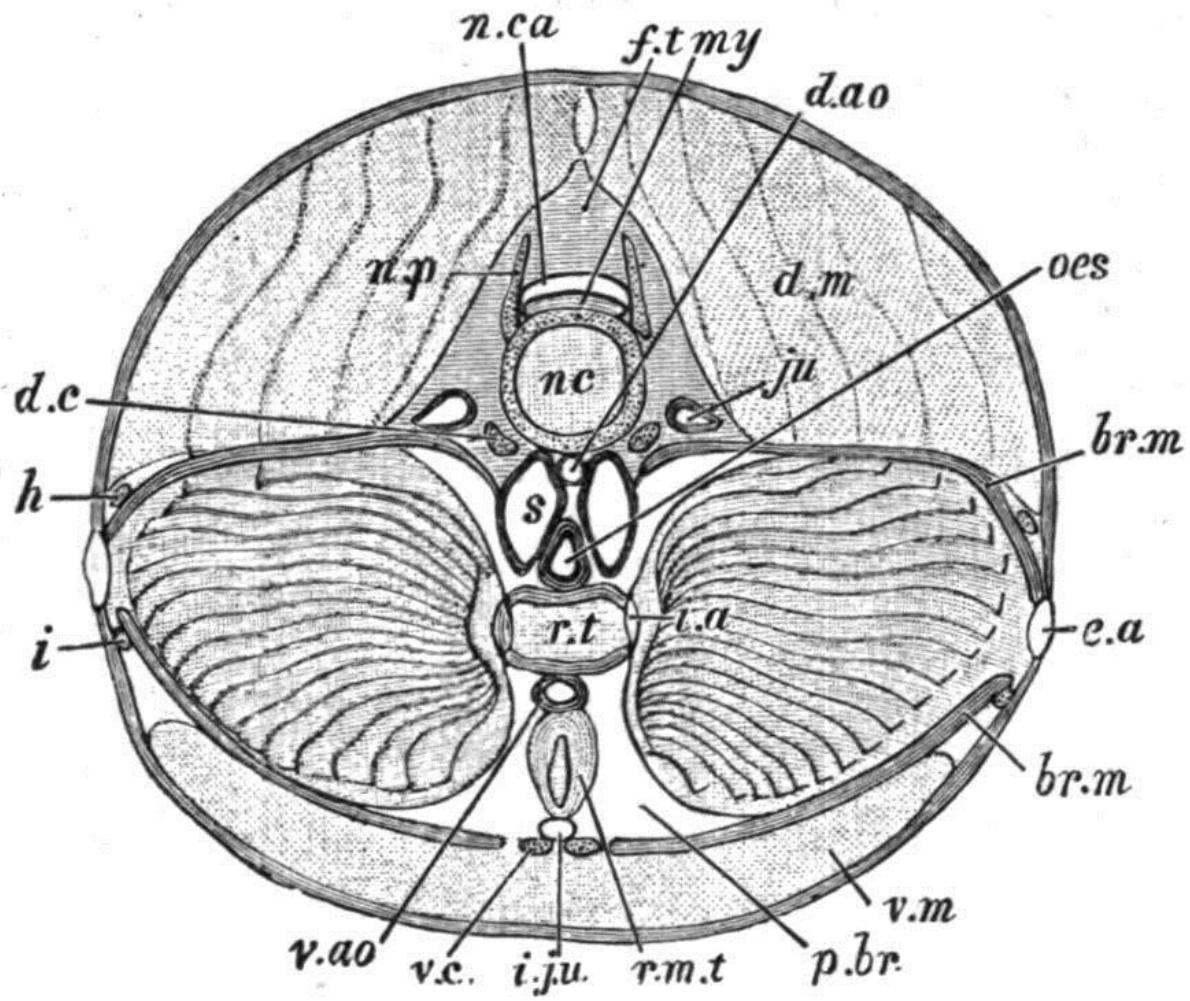
back



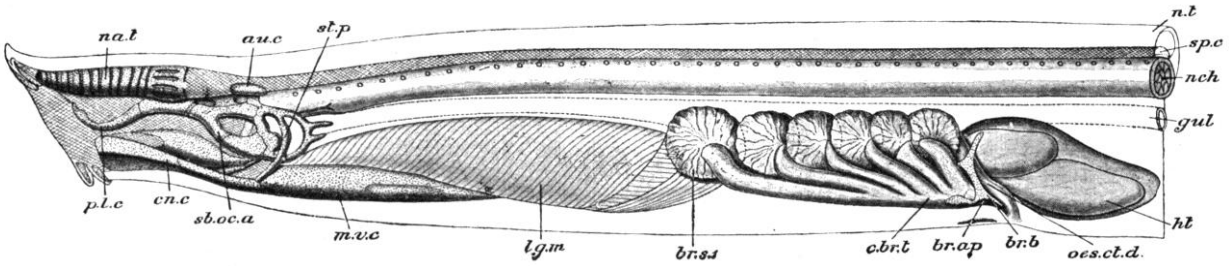
back


n
p.q
sp
sps.
hy.a
Ph
hy.c.
l.s
1
2
3
4
5
œs.
c
b.l
A
p.q
hy.a
Ph.
op.
1
2
3
4
5
b.c
c
œs.
b.l
B
e.b.a

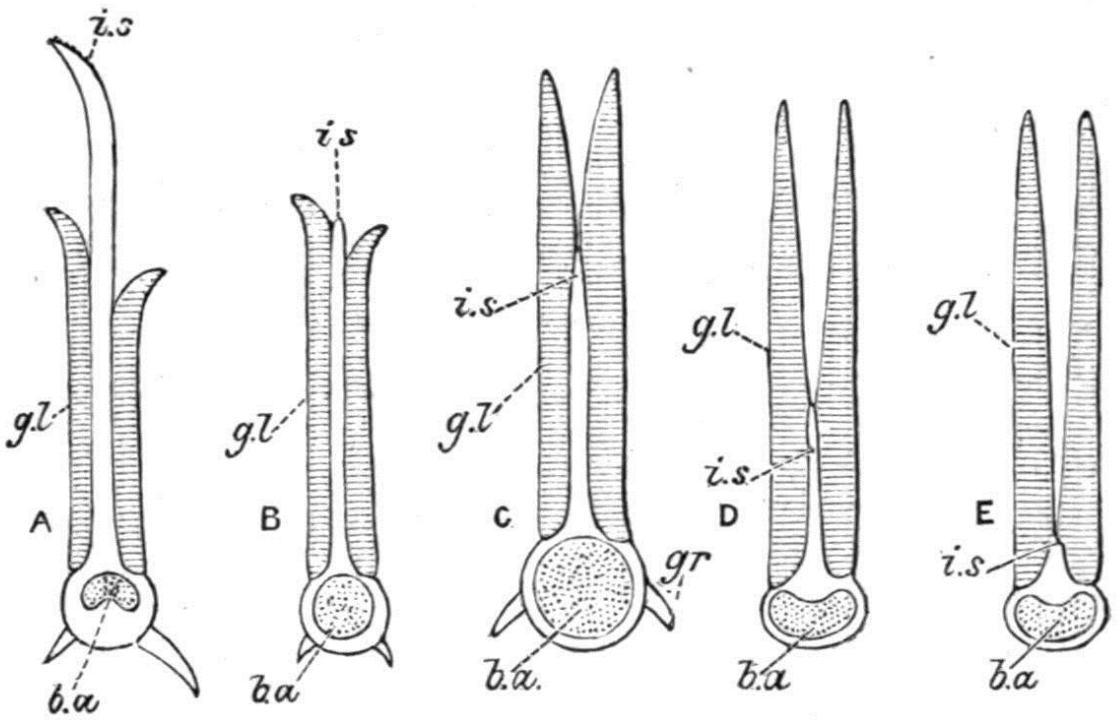
back


n.ca
f.t my
d.ao
n.p
d.m
oes
nc
ju
d.c
br.m
h
s
r.t
i.a
e.a
i
br.m
v.m
v.ao
v.c.
i.ju.
r.m.t
p.br.

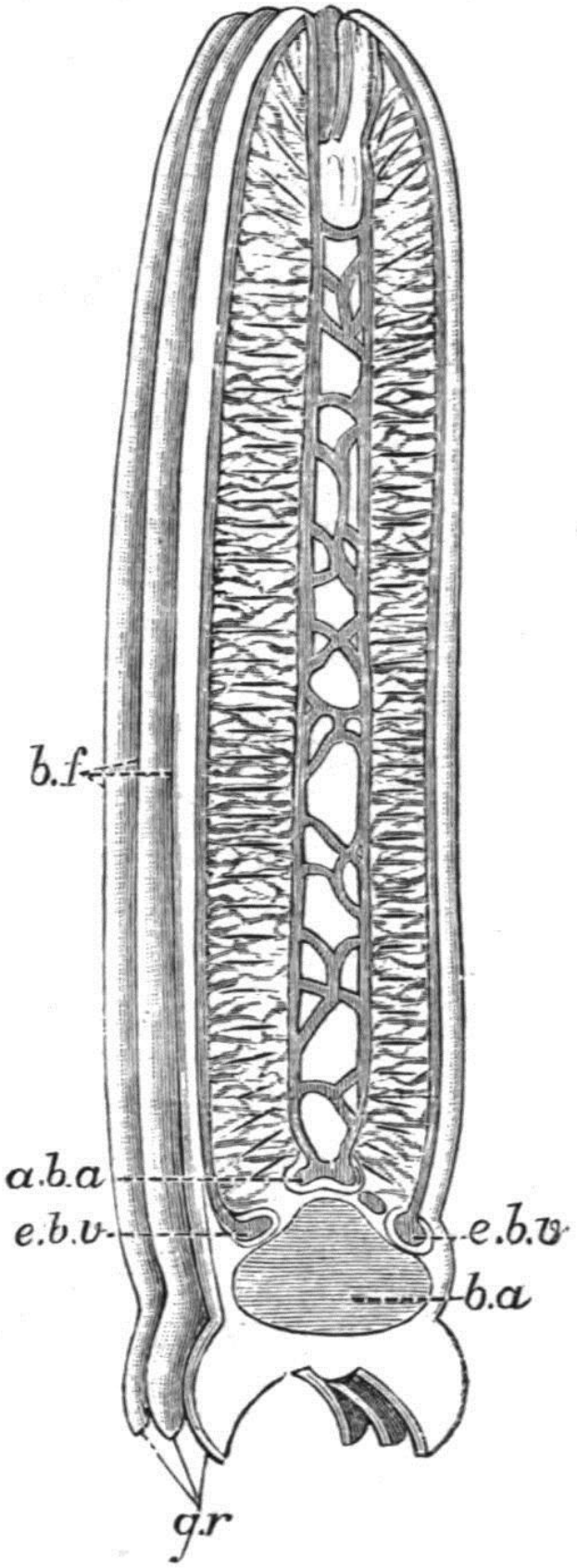
back


n.t
na.t
au.c
st.p
sp.c
nch
gul
p.t.c
cn.c
sb.oc.a
m.v.c
l.g.m
br.sl
c.br.t
br.ap
br.b
oes.ct.d.
ht

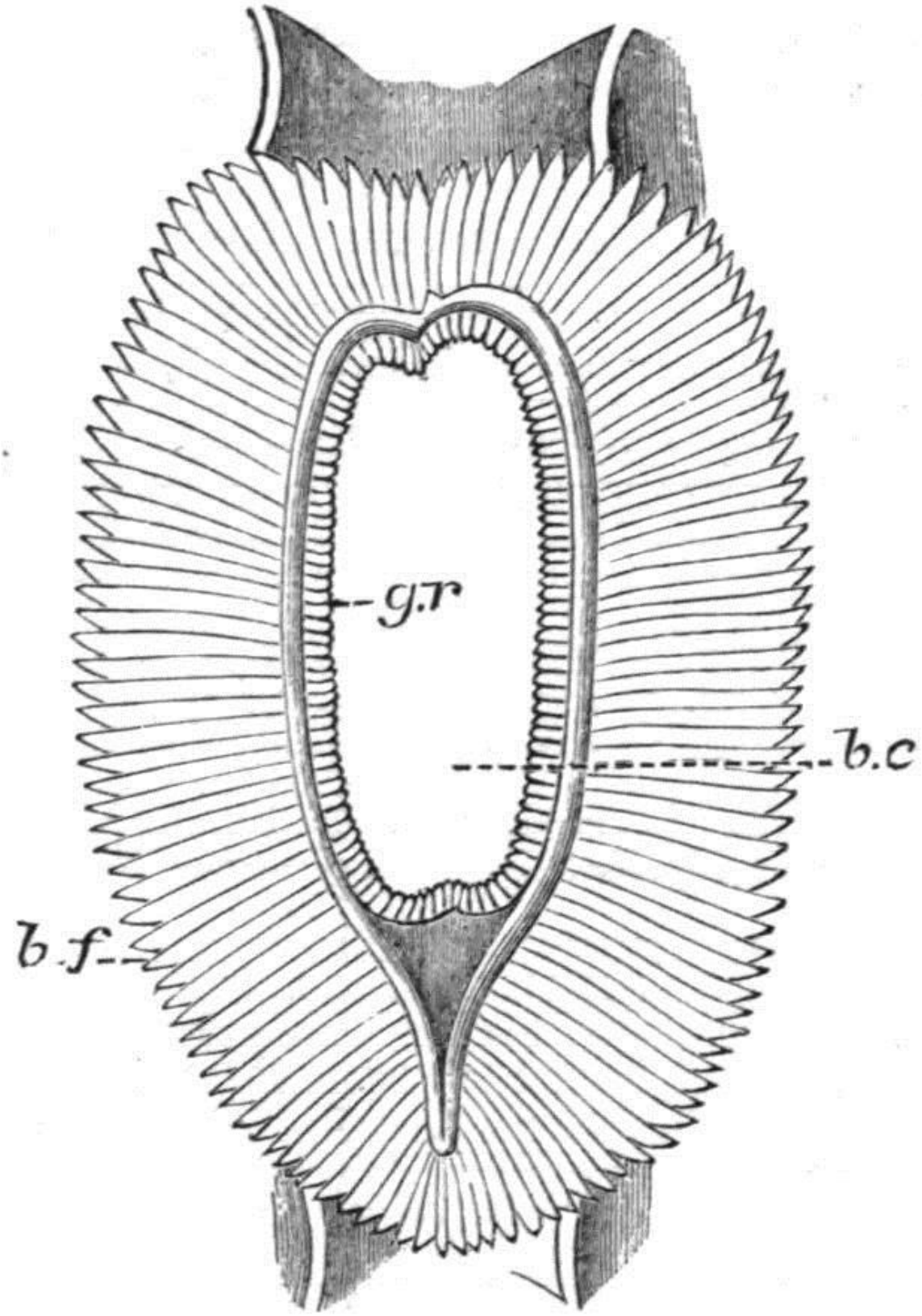
back



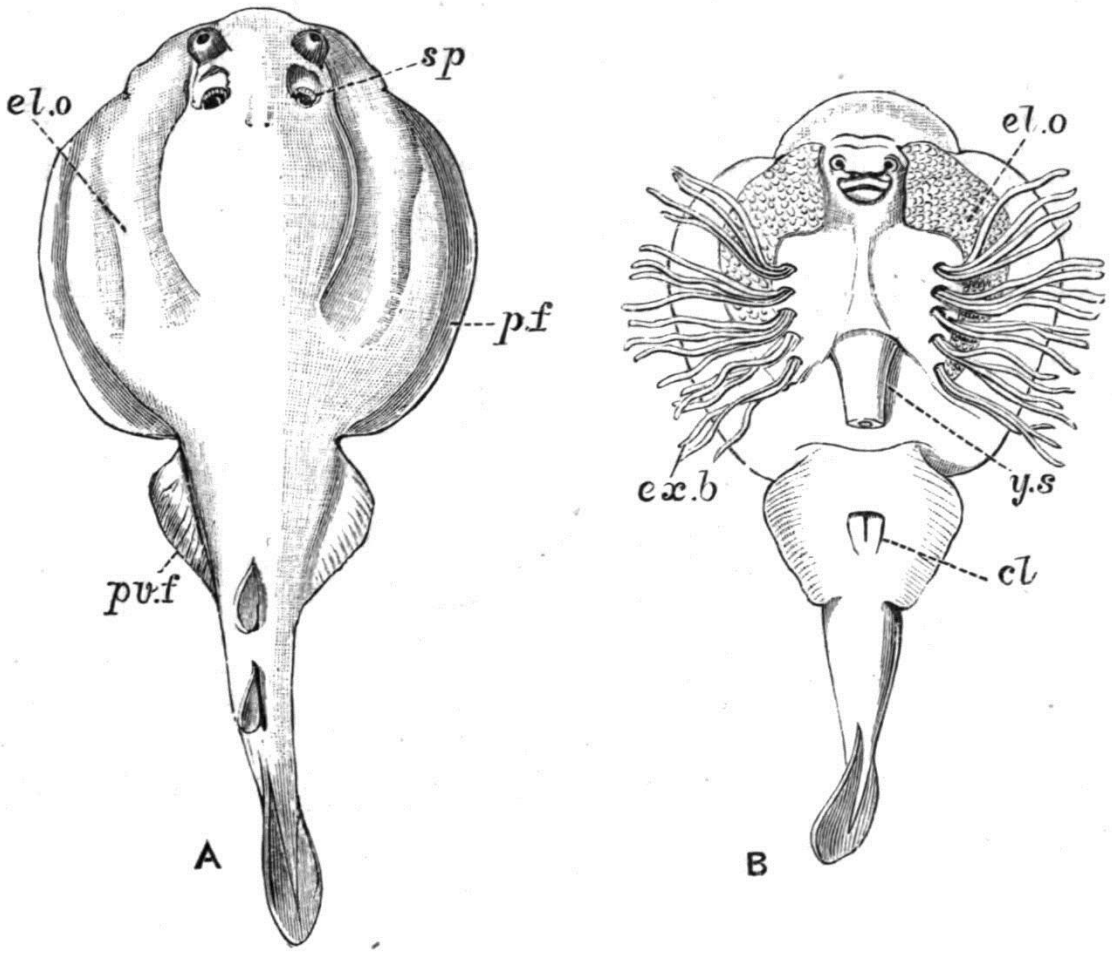
back



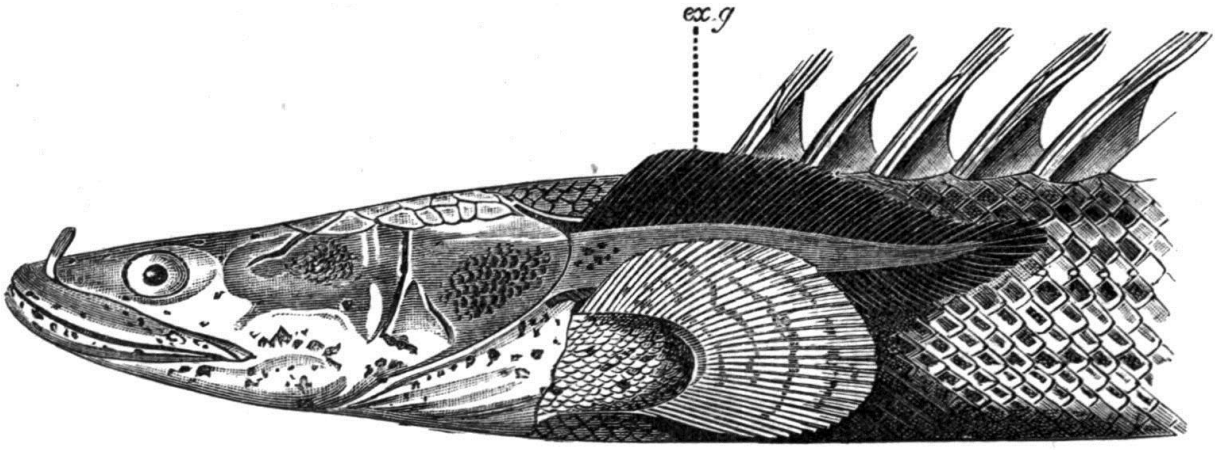
back



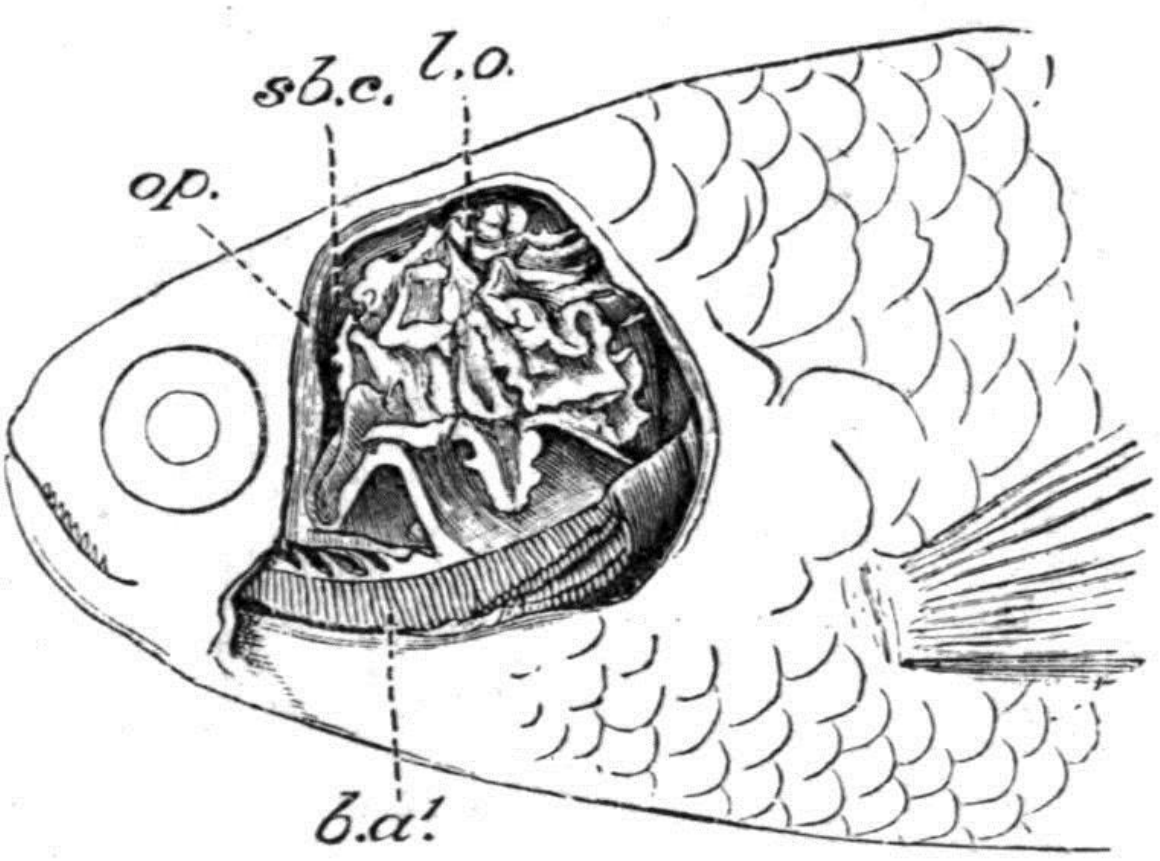
back



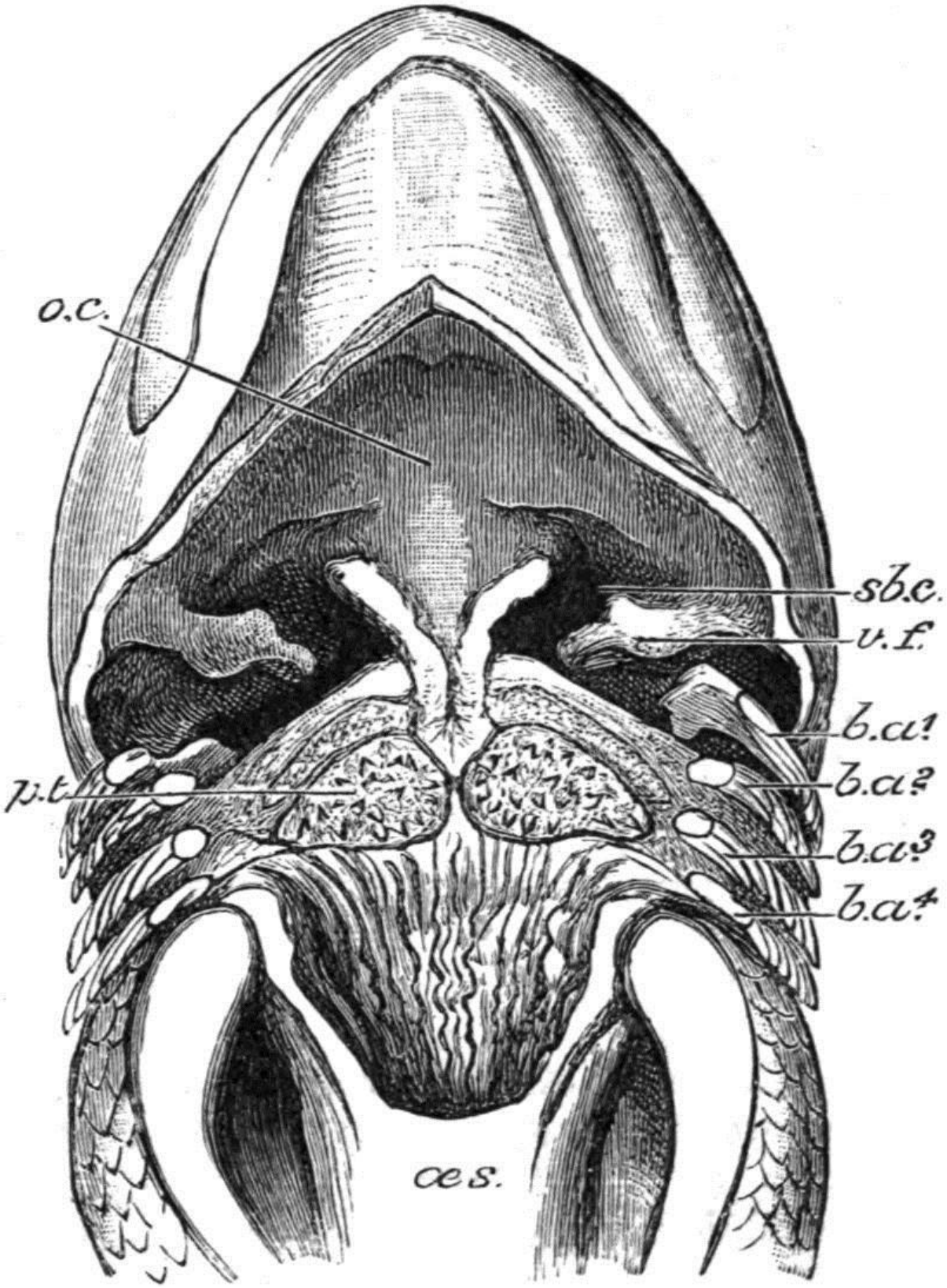
back



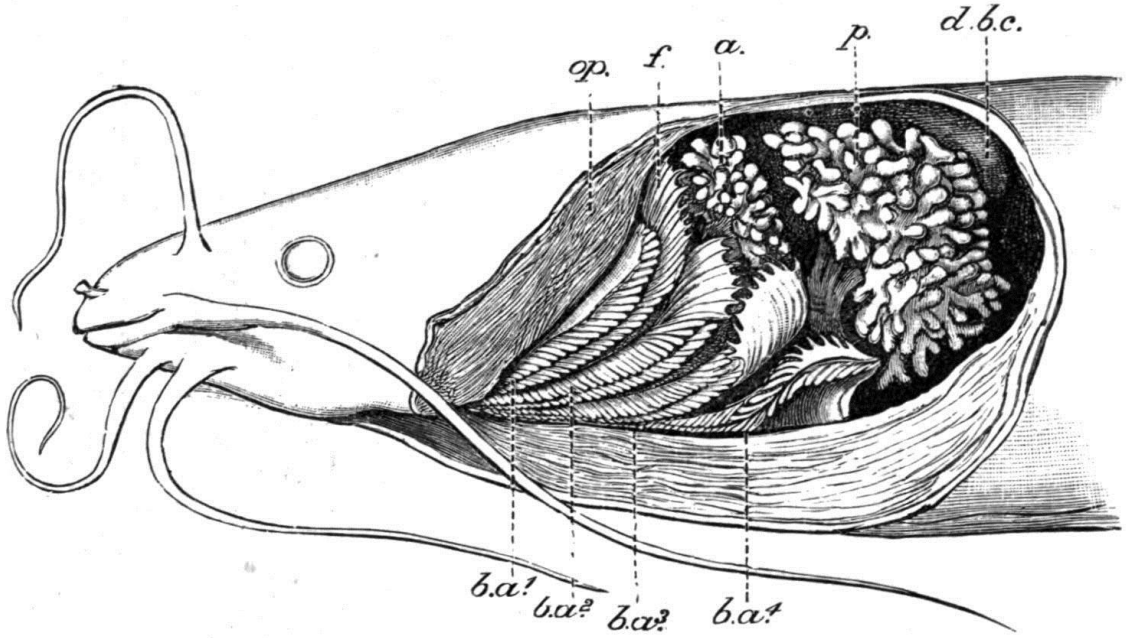
back



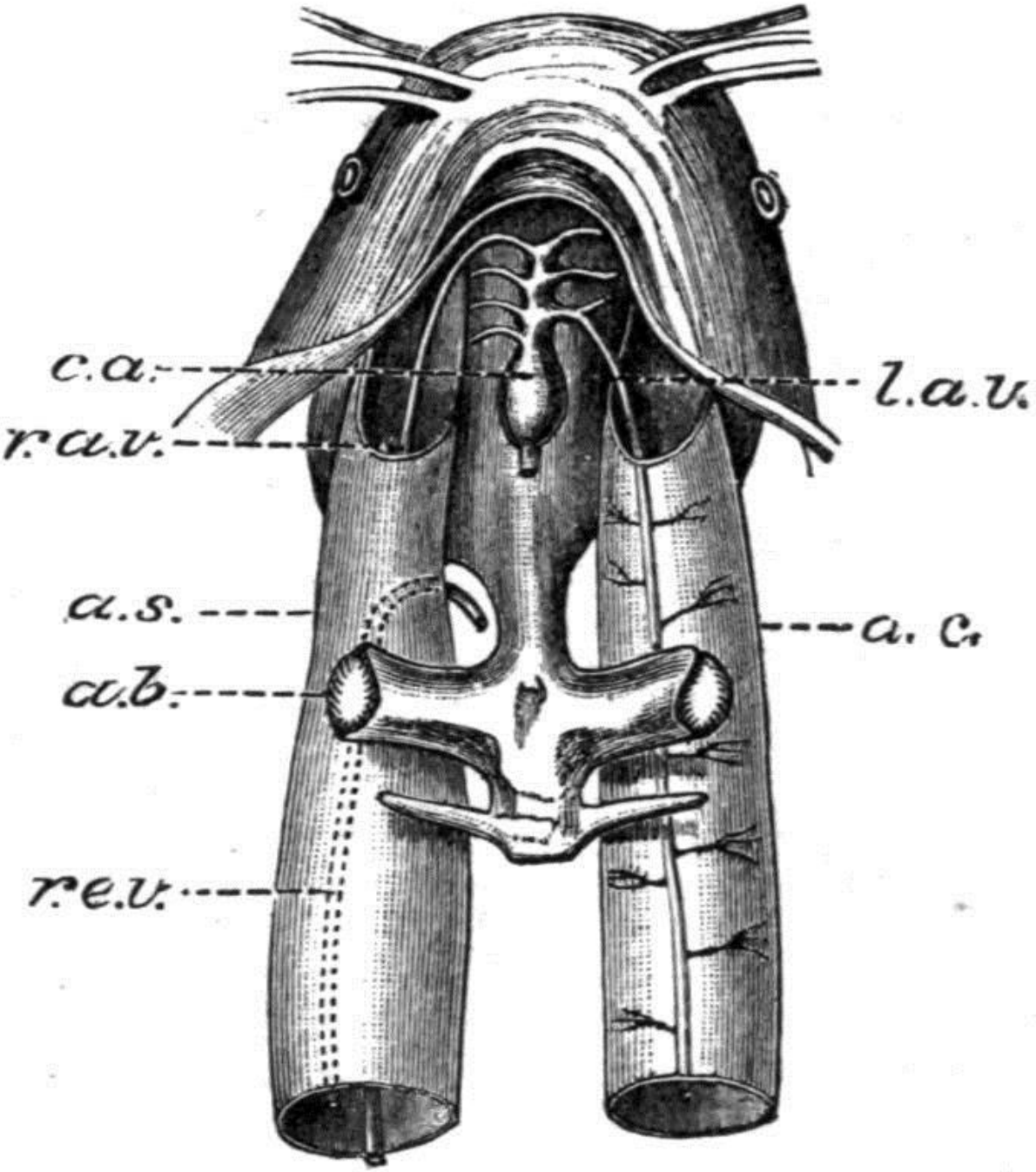
back



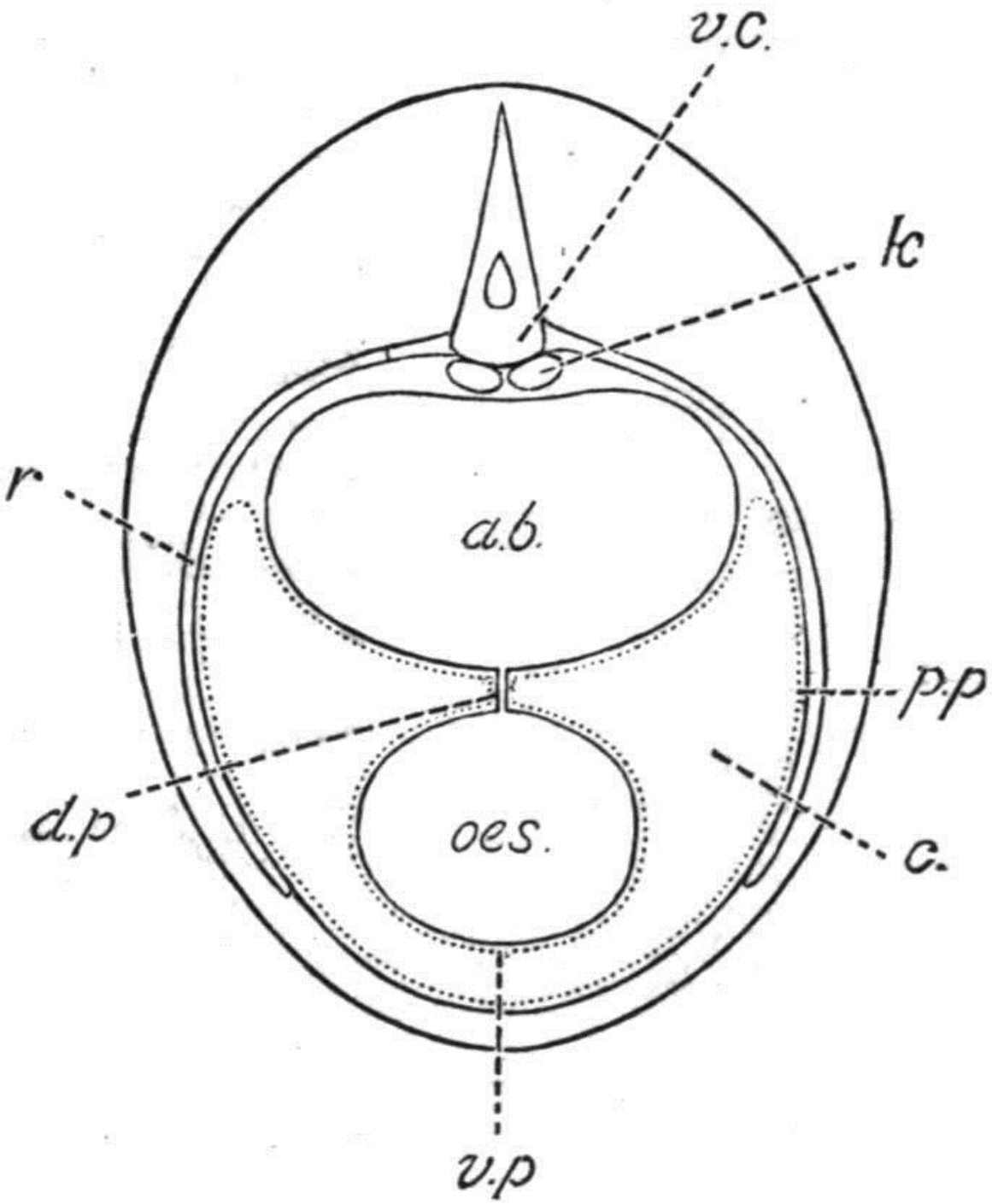
back



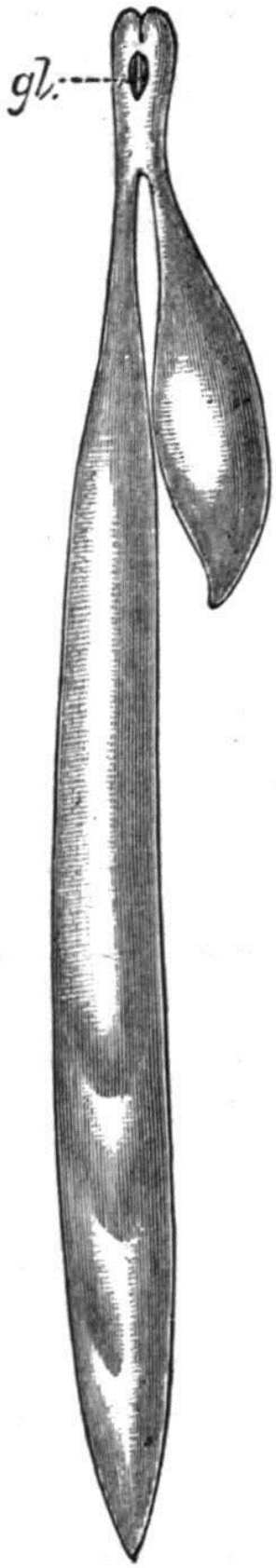
back



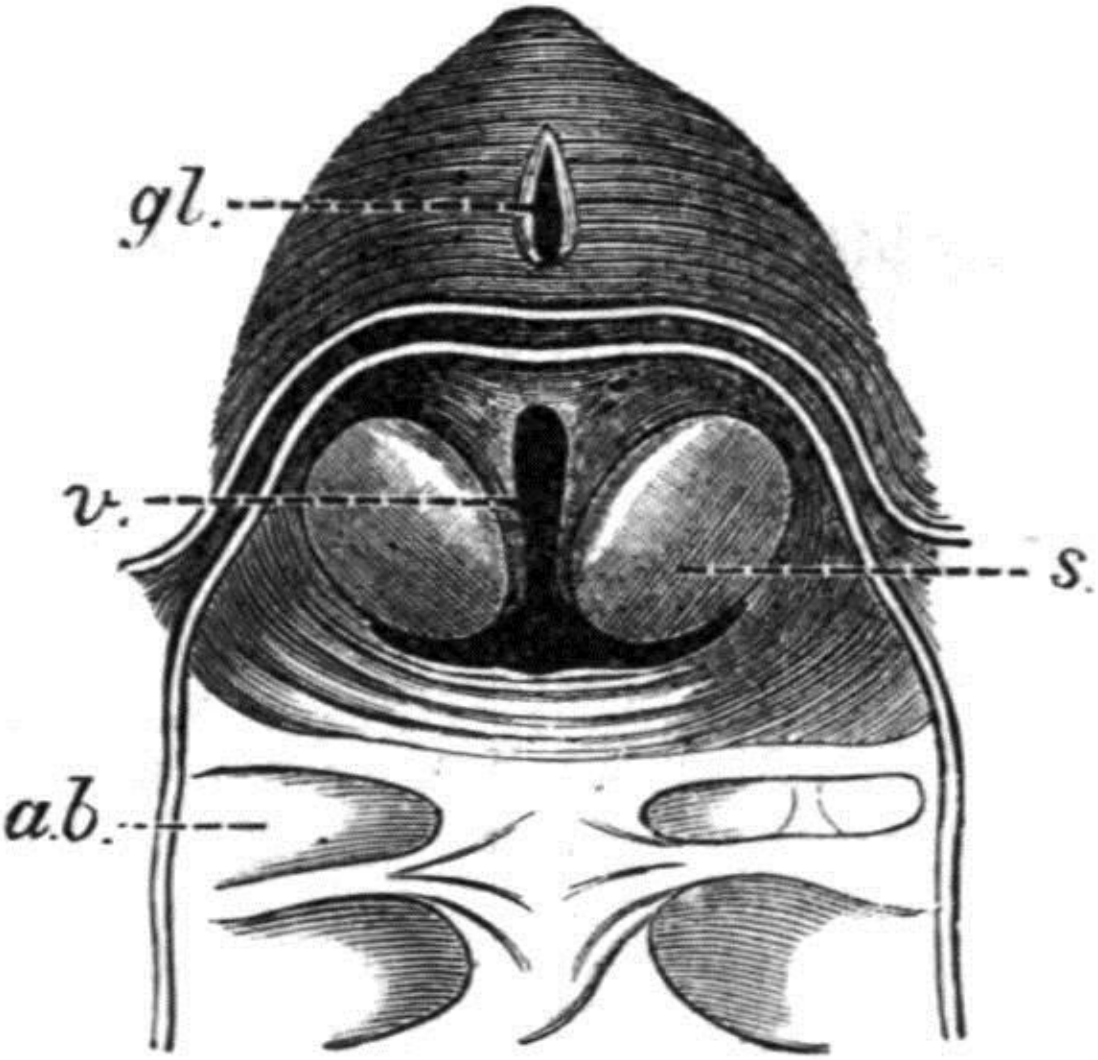
back



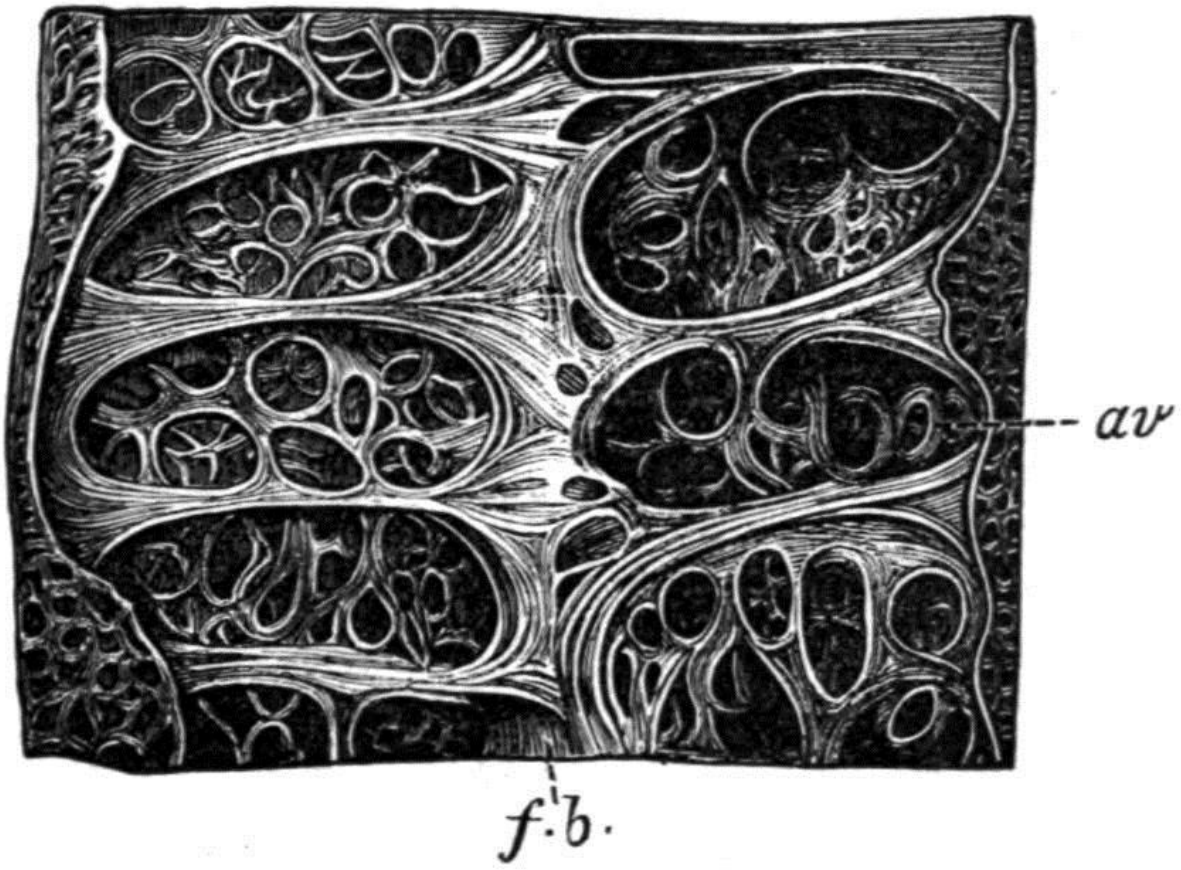
back



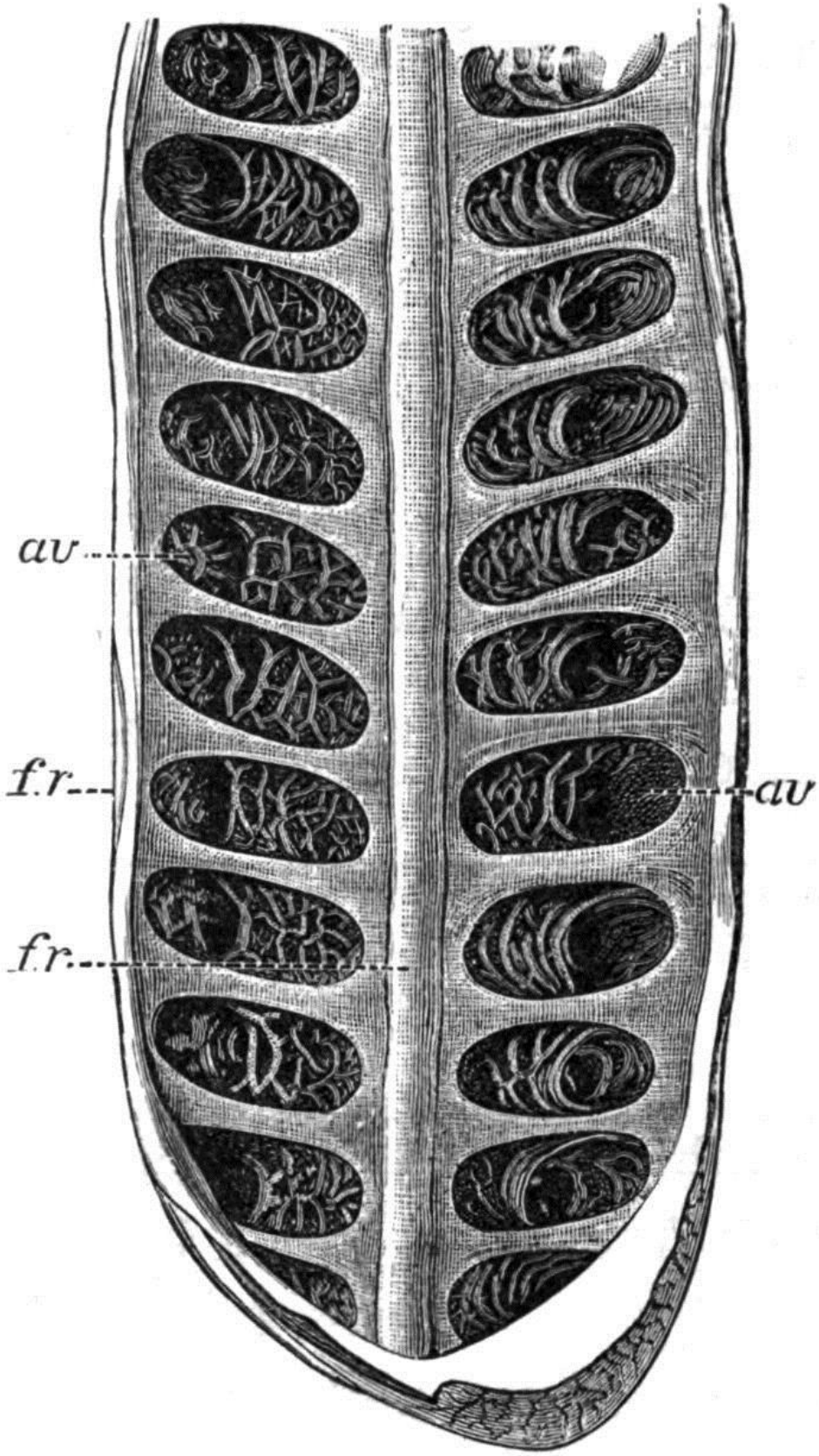
back



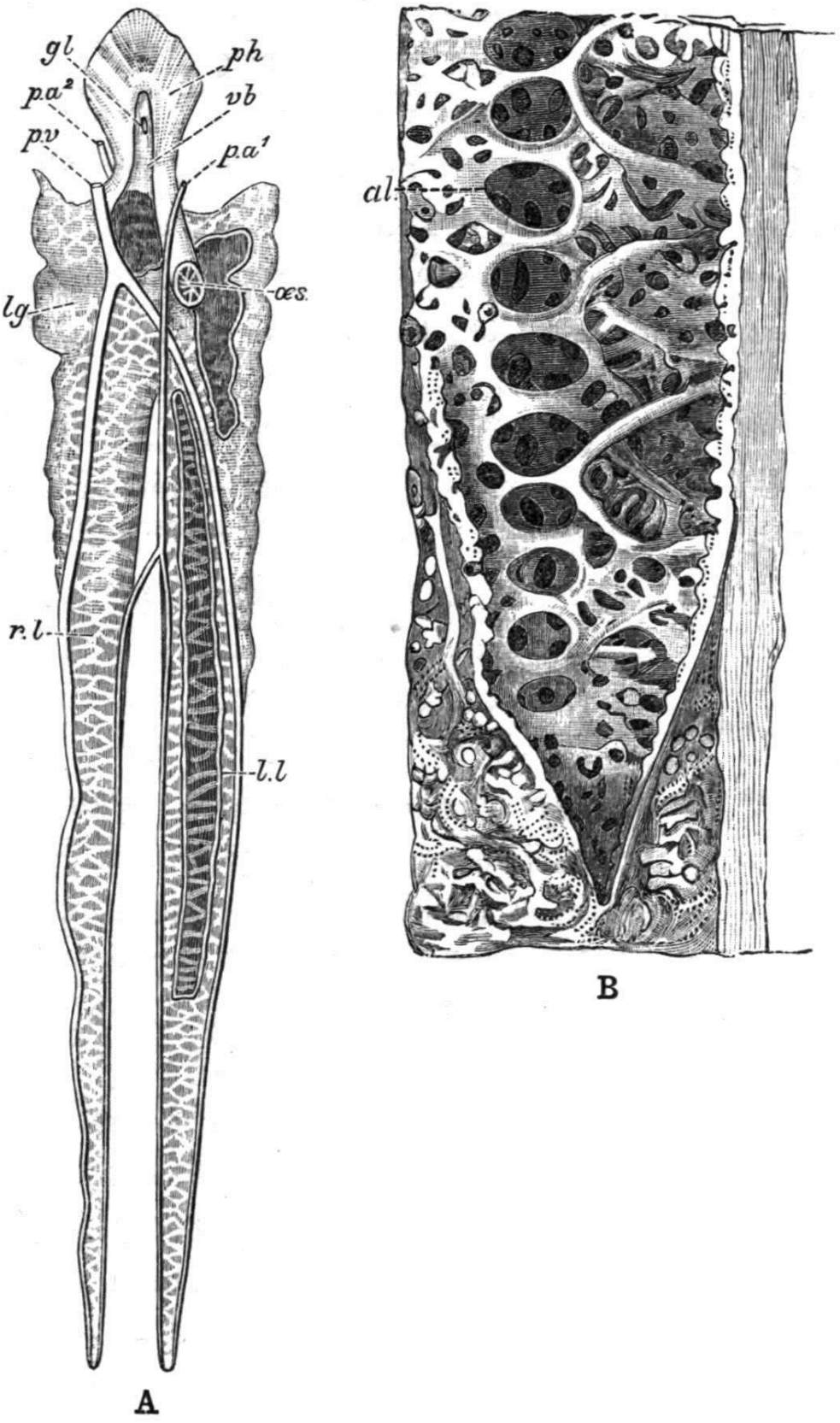
back



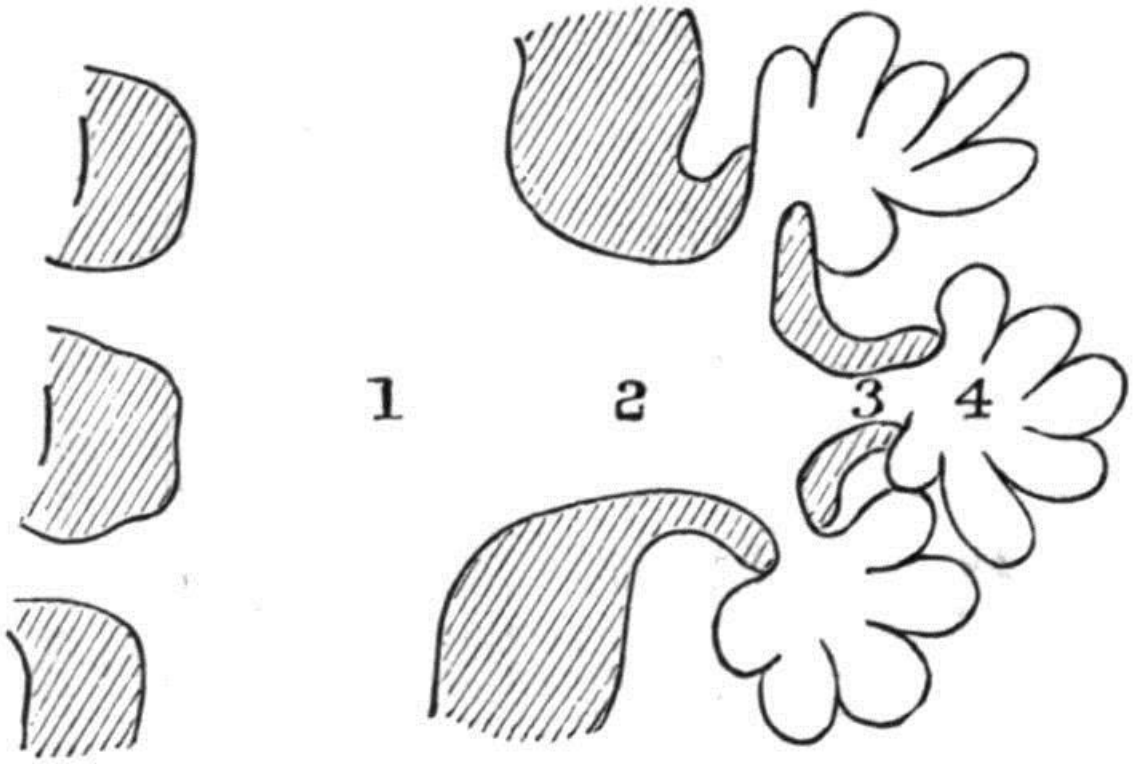
back



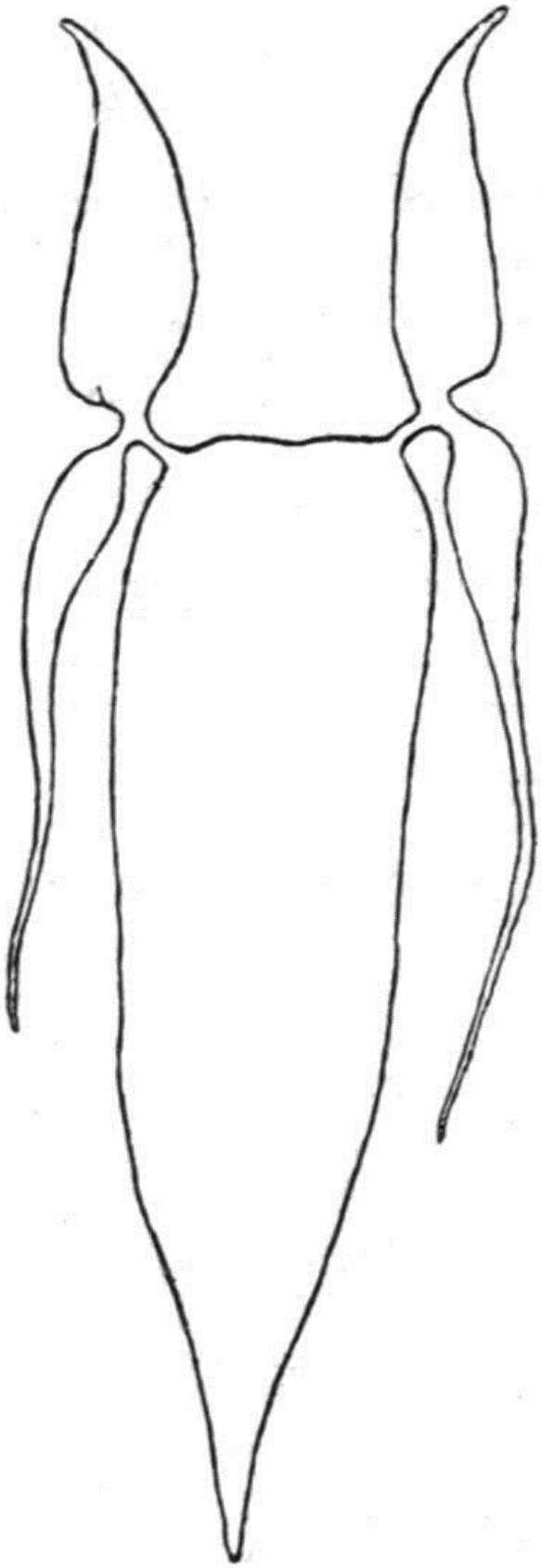
back



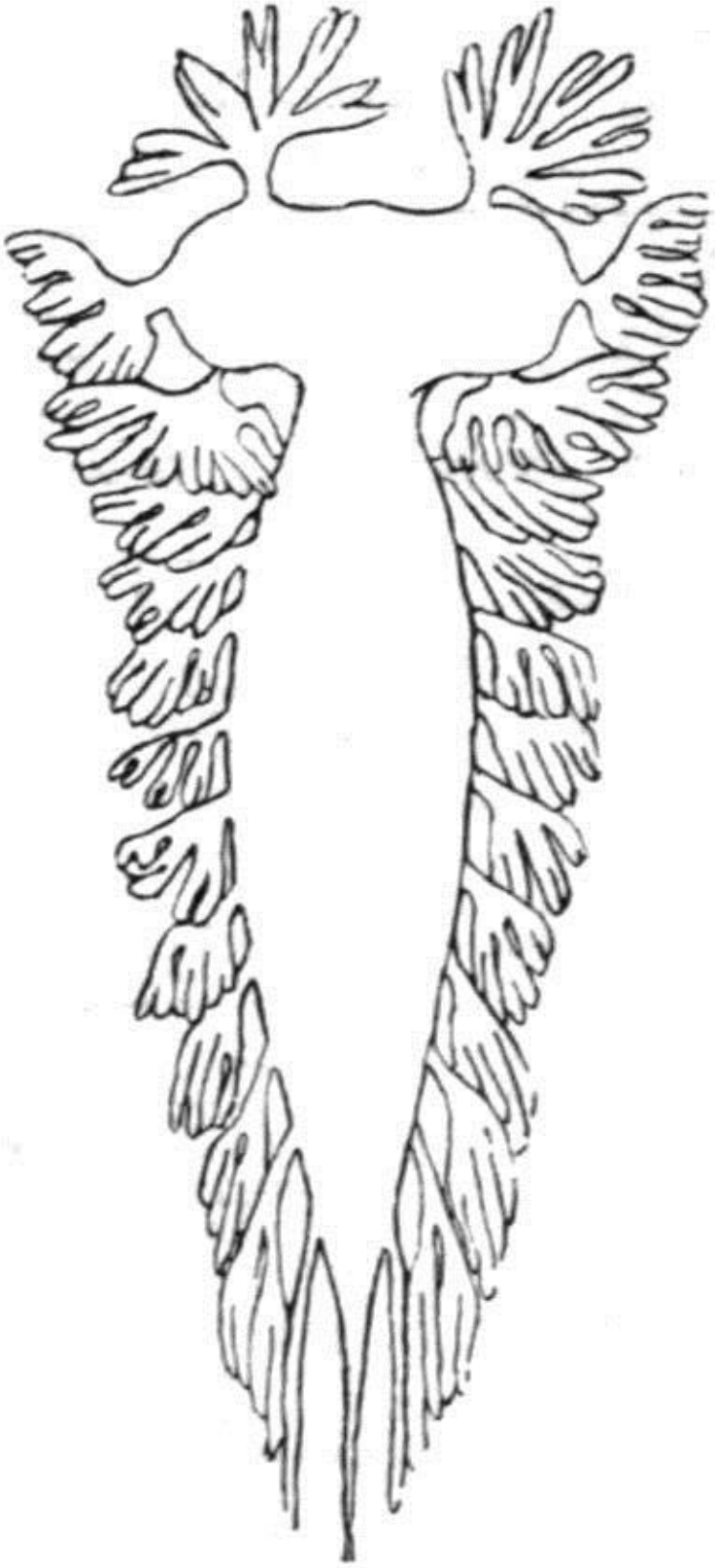
back



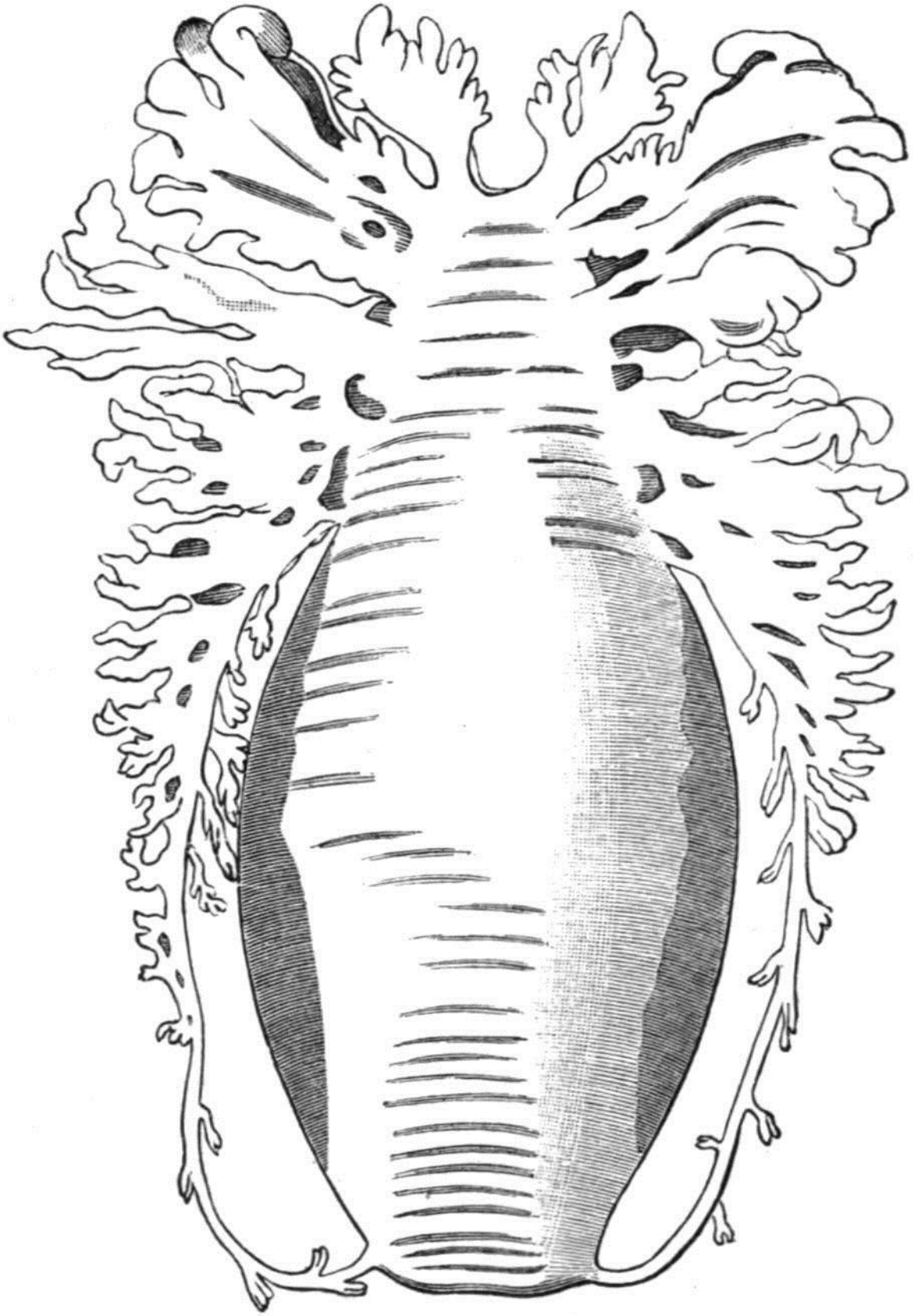
back



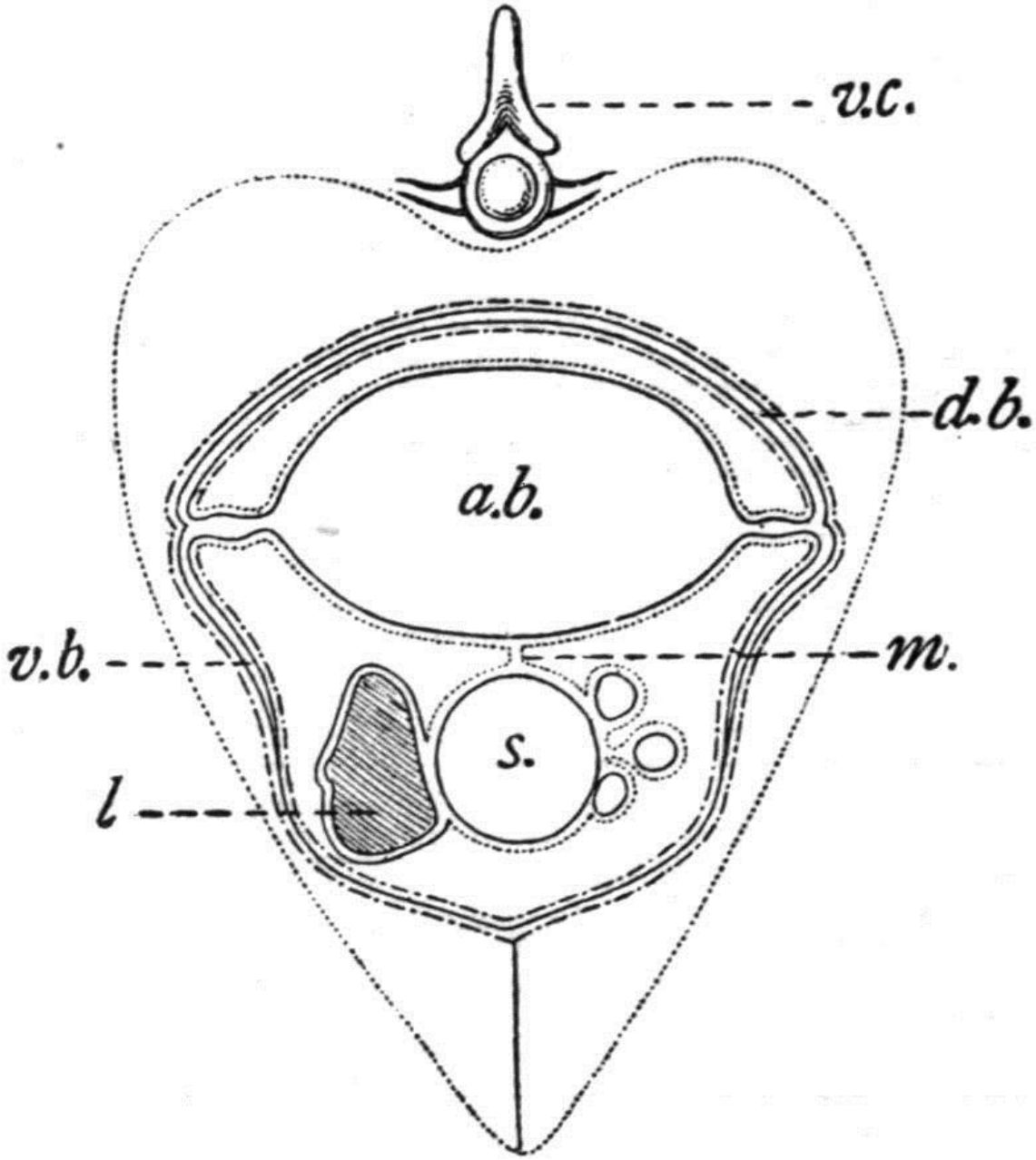
back



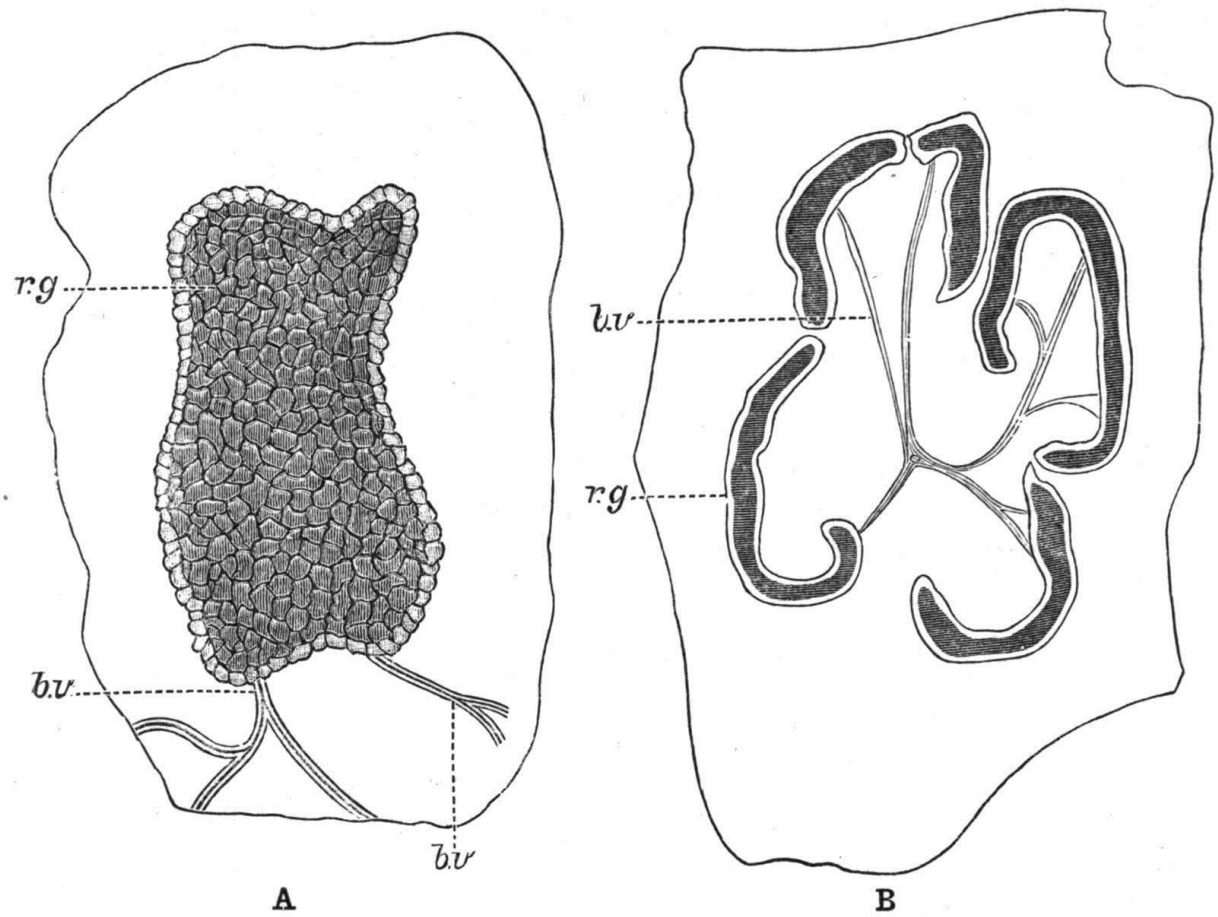
back



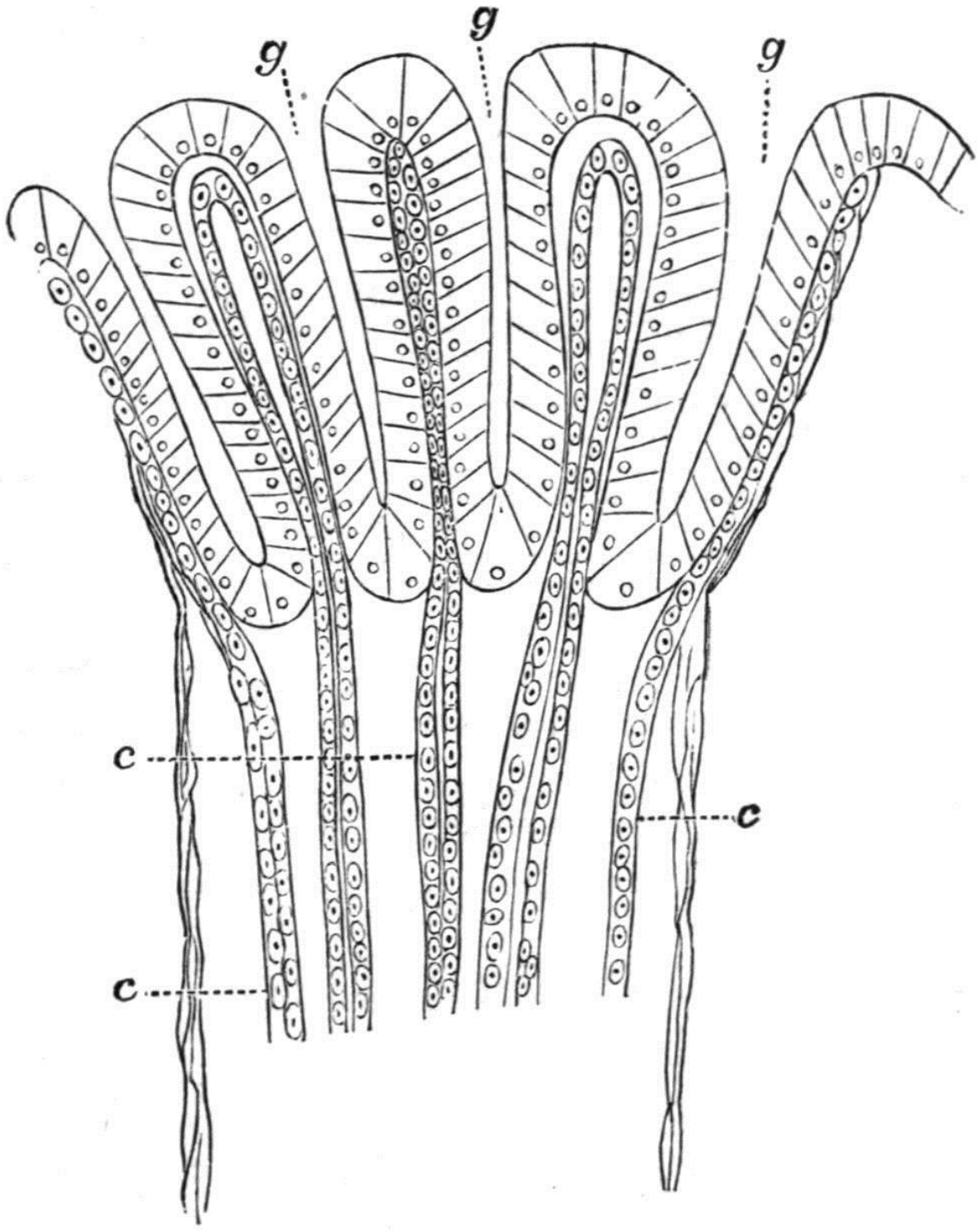
back



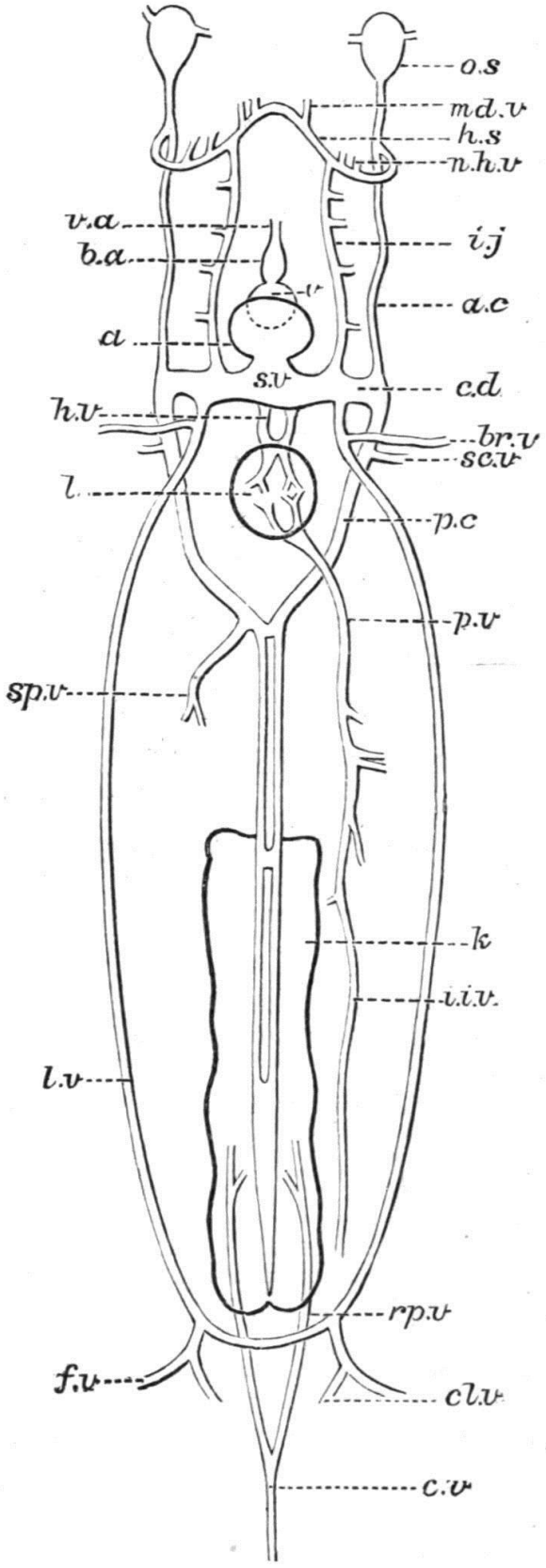
back



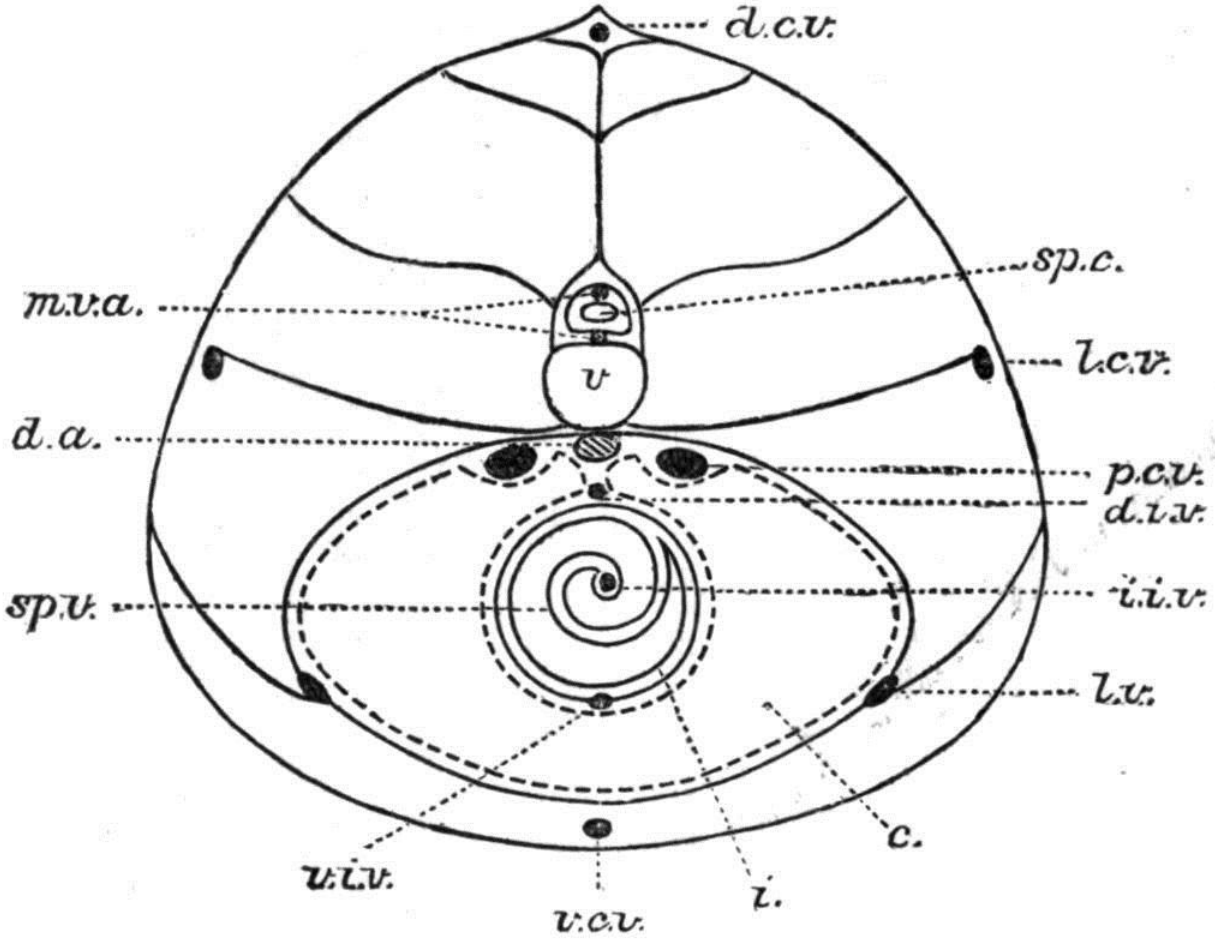
back



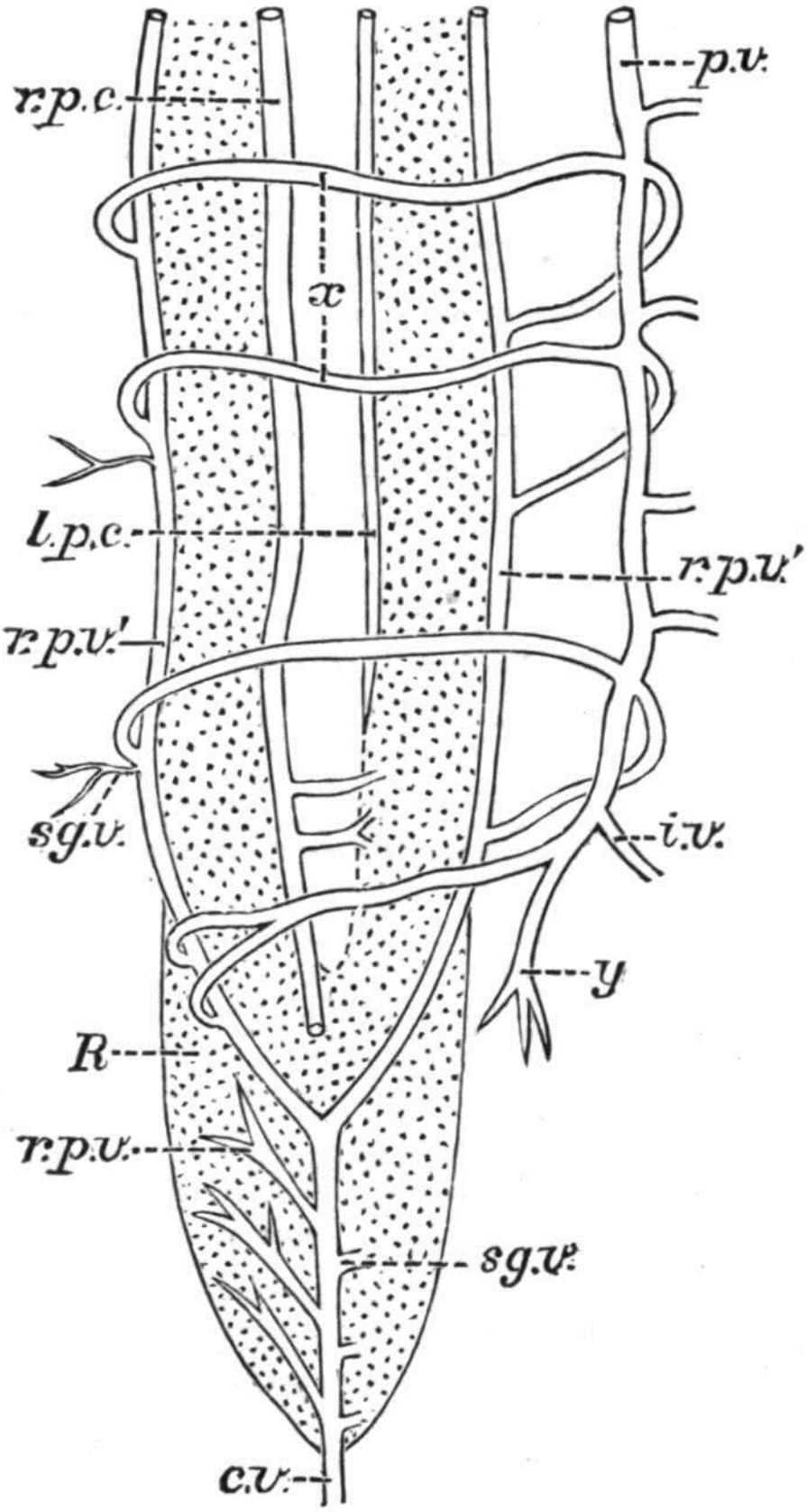
back


o.s
m.d.v
h.s
n.h.v
v.a
b.a
i.j
a.c
a
s.v
c.d
h.v
br.v
sc.v
l
p.c
p.v
sp.v
k
i.i.v
l.v
rp.v
f.v
cl.v
c.v

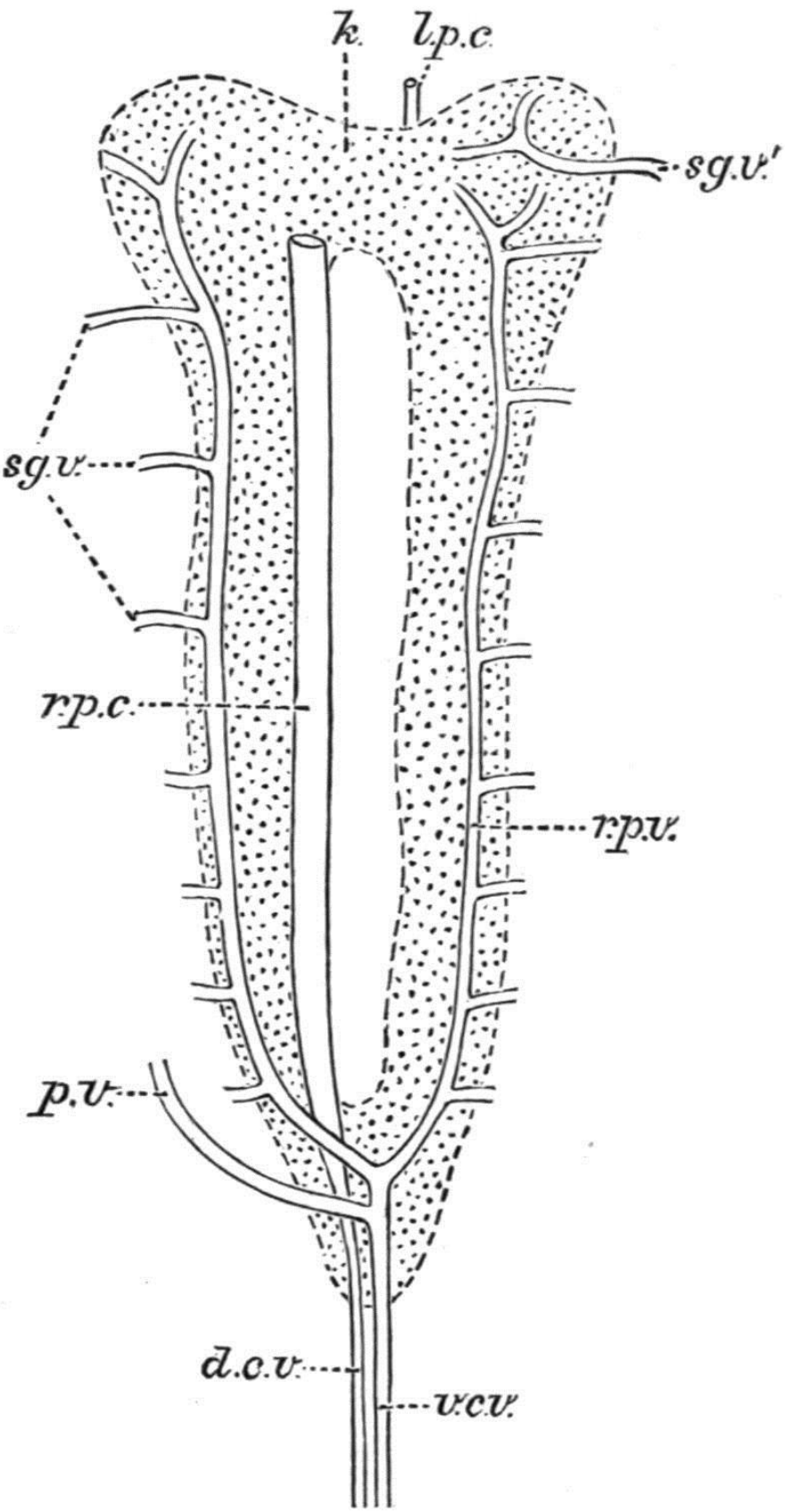
back



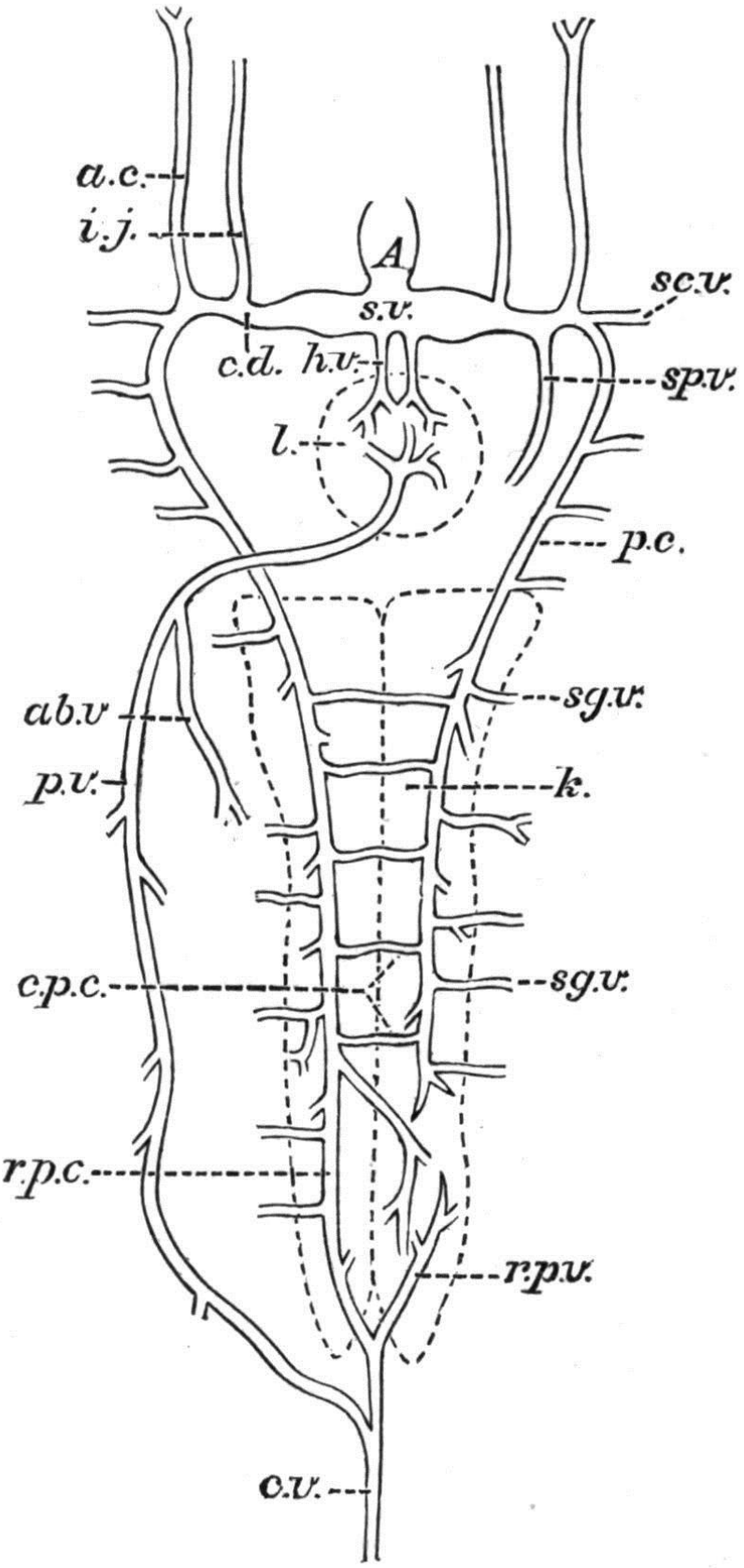
back



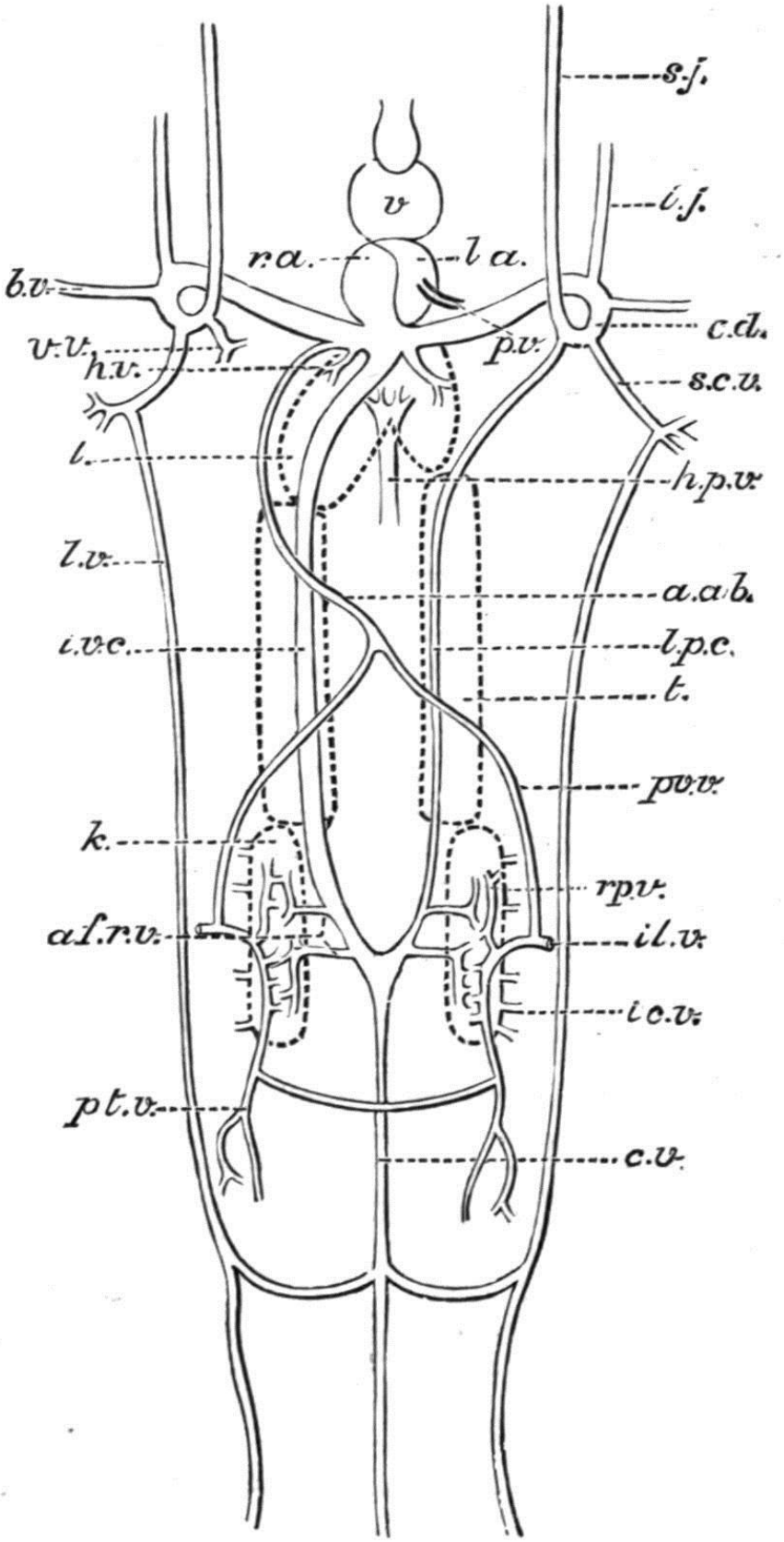
back



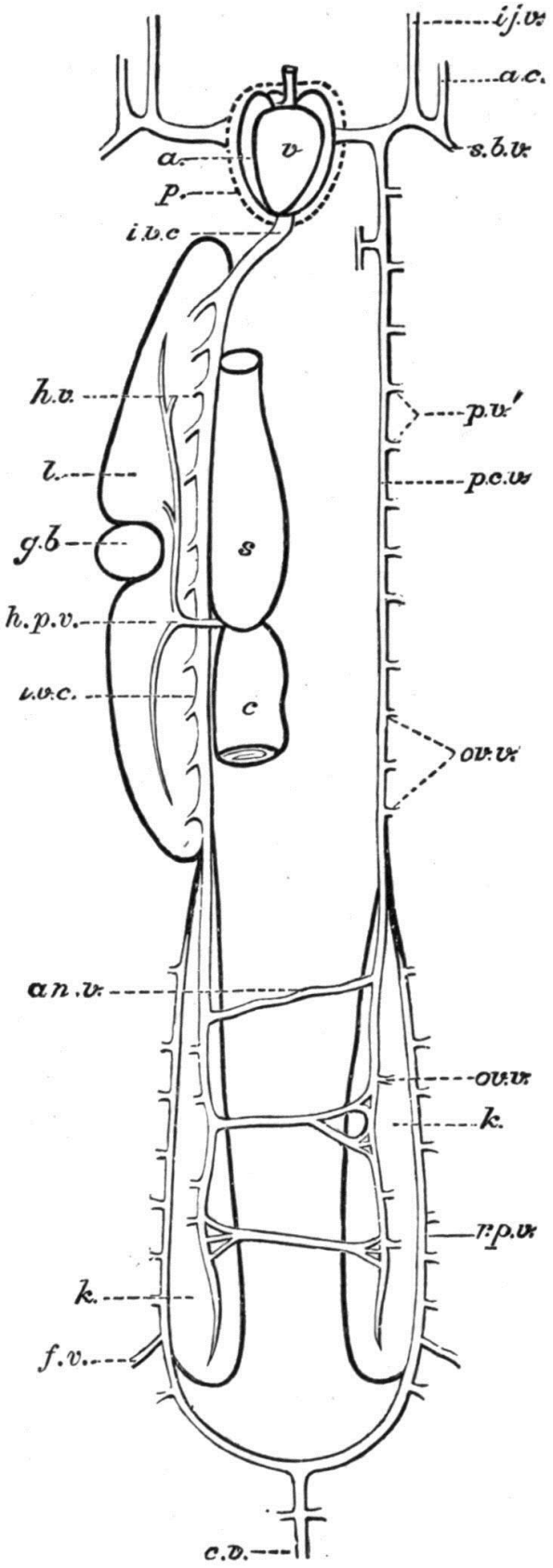
back



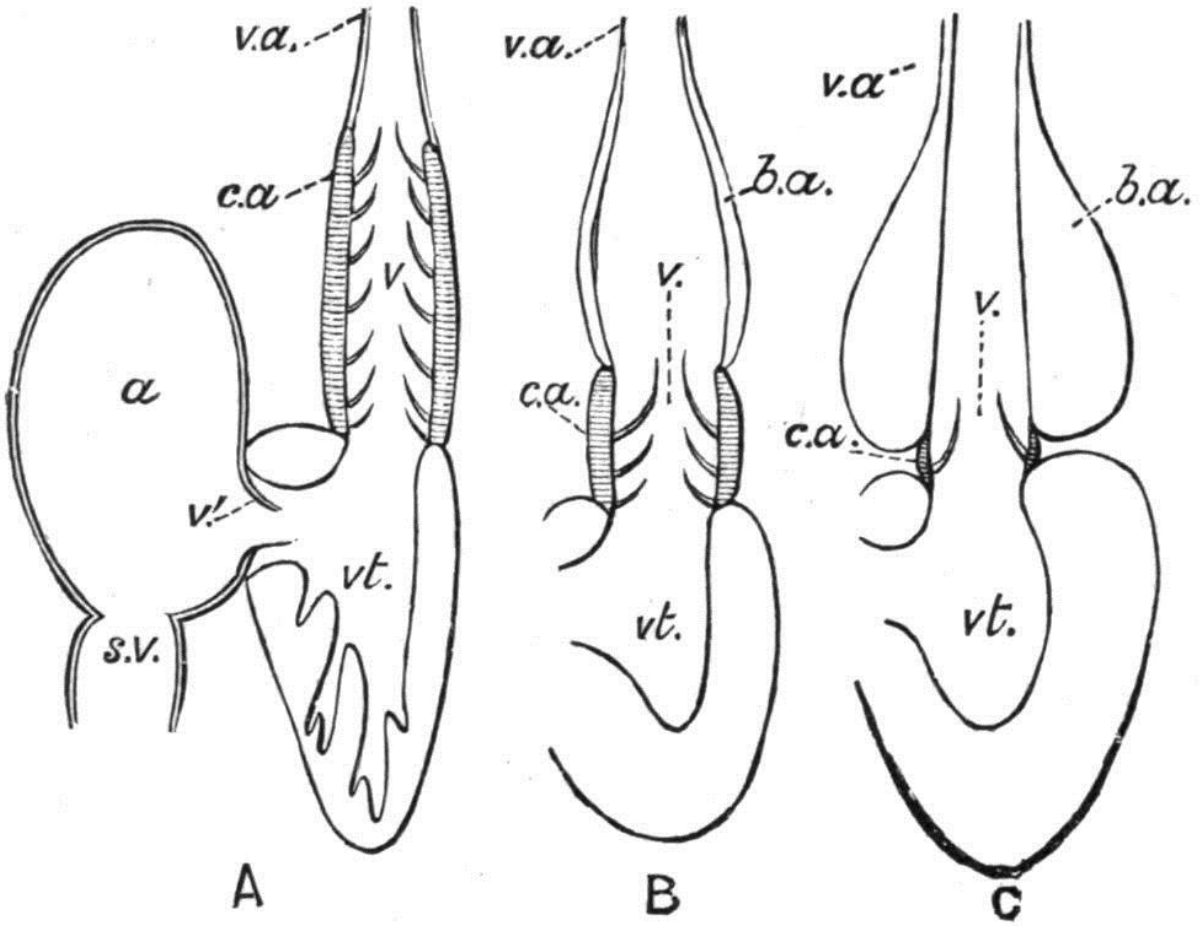
back


s.j.
i.j.
v
r.a.
l.a.
b.v.
c.d.
v.v.
h.v.
p.v.
s.c.v.
l.
h.p.v.
l.v.
a.a.b.
i.v.c.
l.p.c.
t.
pv.v.
k.
rp.v.
a.f.r.v.
il.v.
i.c.v.
p.t.v.
c.v.

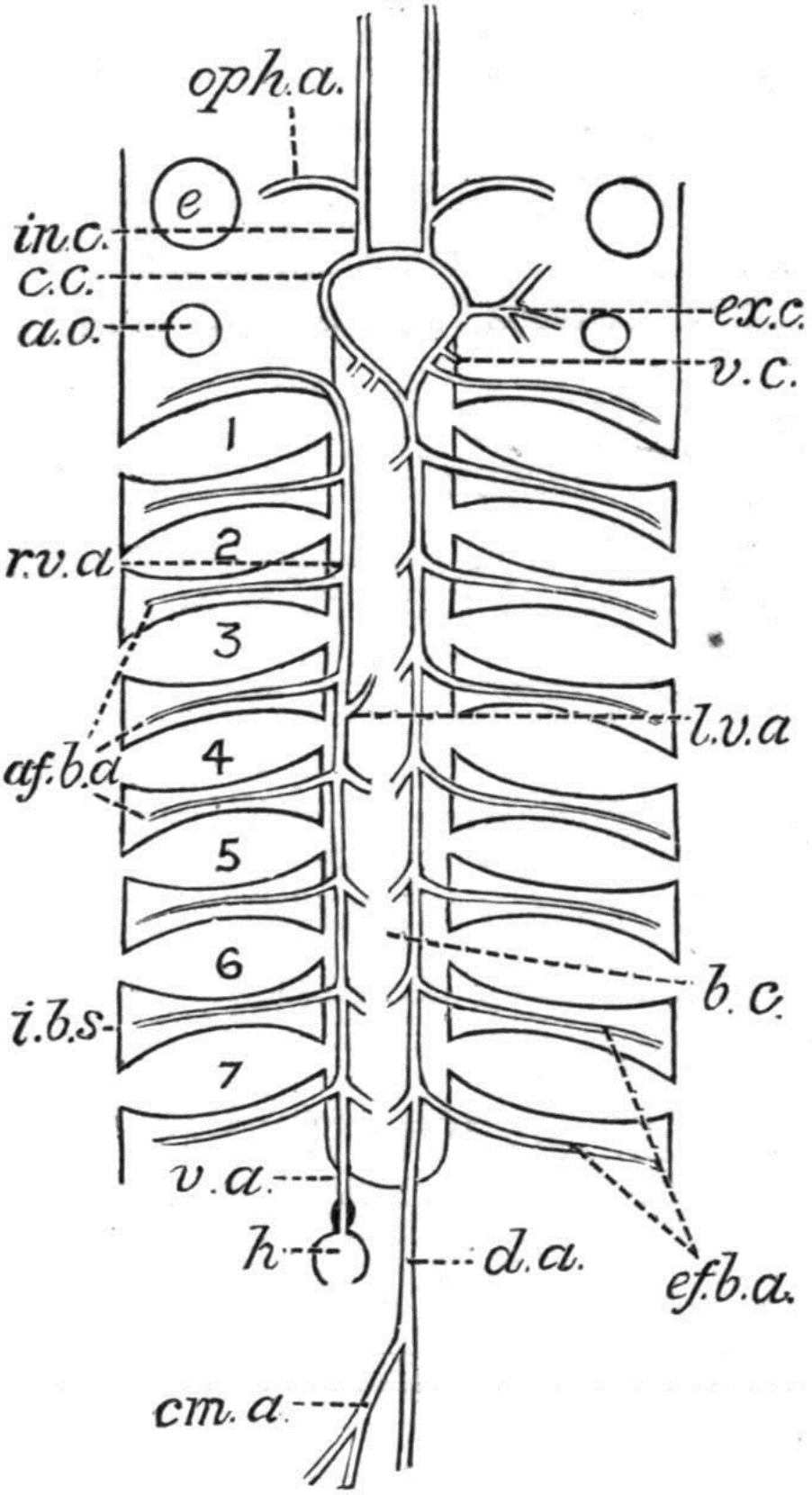
back


i.j.v.
a.c.
s.b.v.
a.
v
p.
i.v.c
h.v.
p.v'
l.
p.c.v.
g.b
s
h.p.v.
u.v.c.
c
ov.v.
an.v.
ov.v.
k.
r.p.v.
k.
f.v.
c.v.

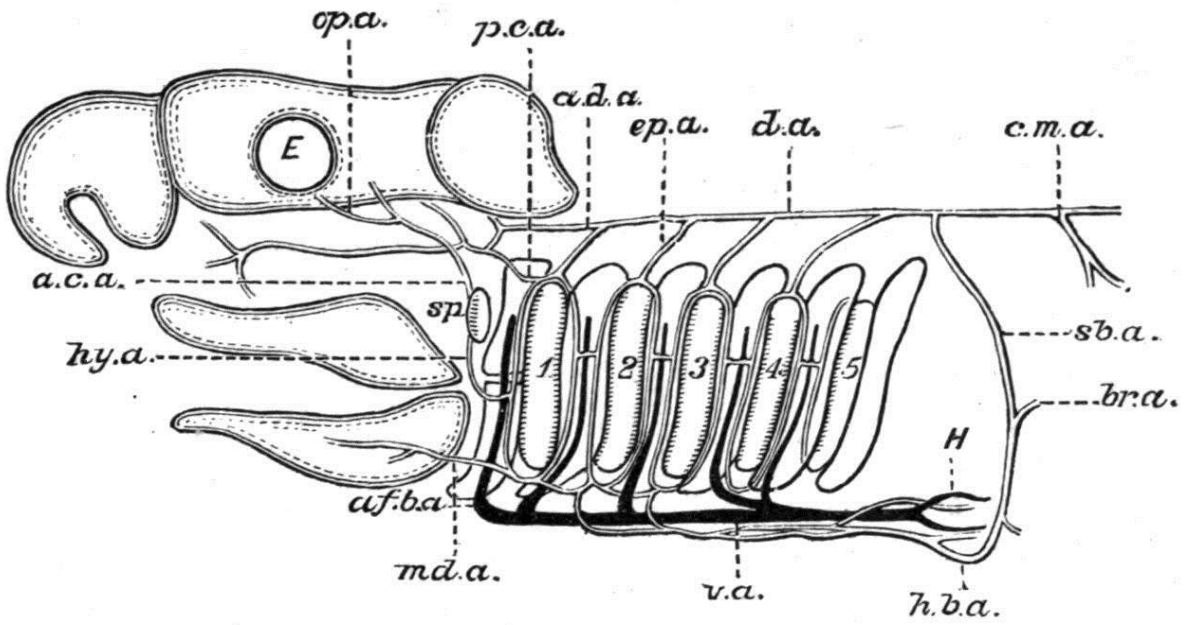
back



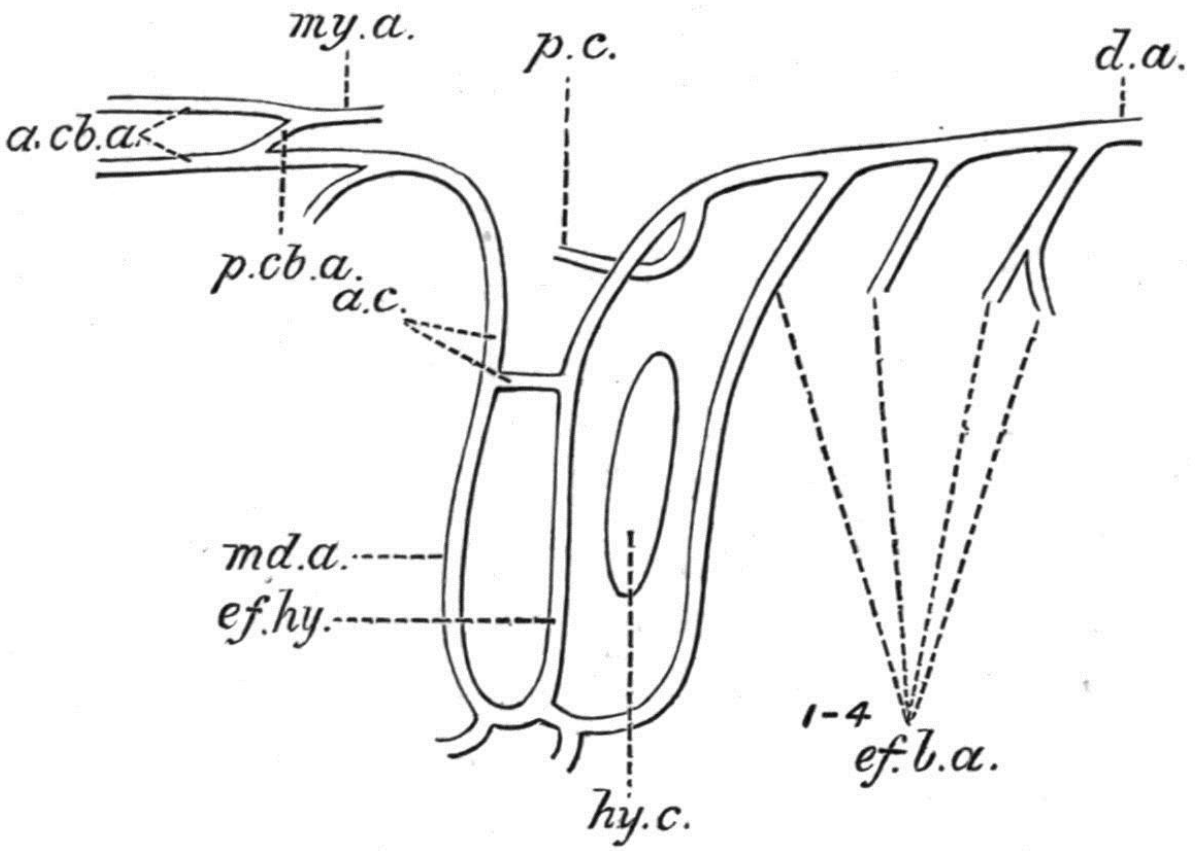
back


oph.a.
e
in.c.
c.c.
a.o.
ex.c.
v.c.
1
2
3
4
5
6
7
r.v.a
af.b.a
l.v.a
b.c.
i.b.s
v.a.
h
d.a.
ef.b.a.
cm.a.

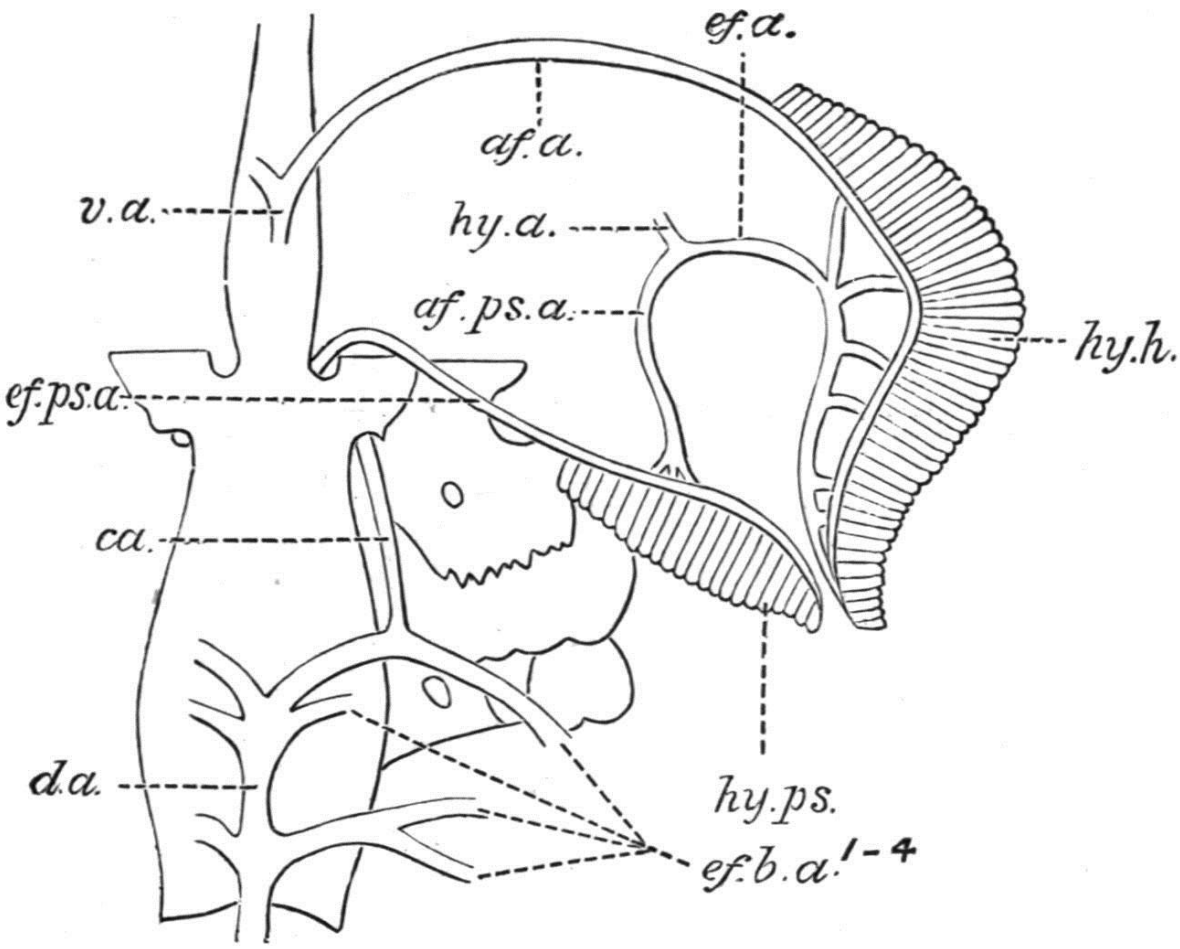
back


op.a.
p.c.a.
a.d.a.
ep.a.
d.a.
c.m.a.
E
a.c.a.
sp.
hy.a.
1
2
3
4
5
sb.a.
br.a.
H
af.b.a.
md.a.
v.a.
h.b.a.

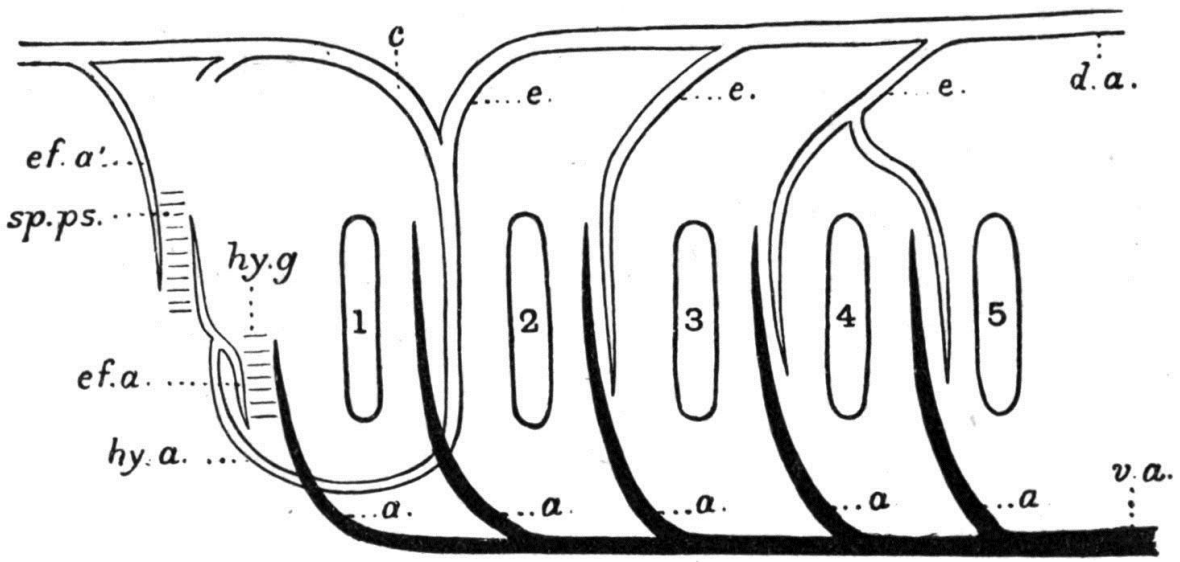
back



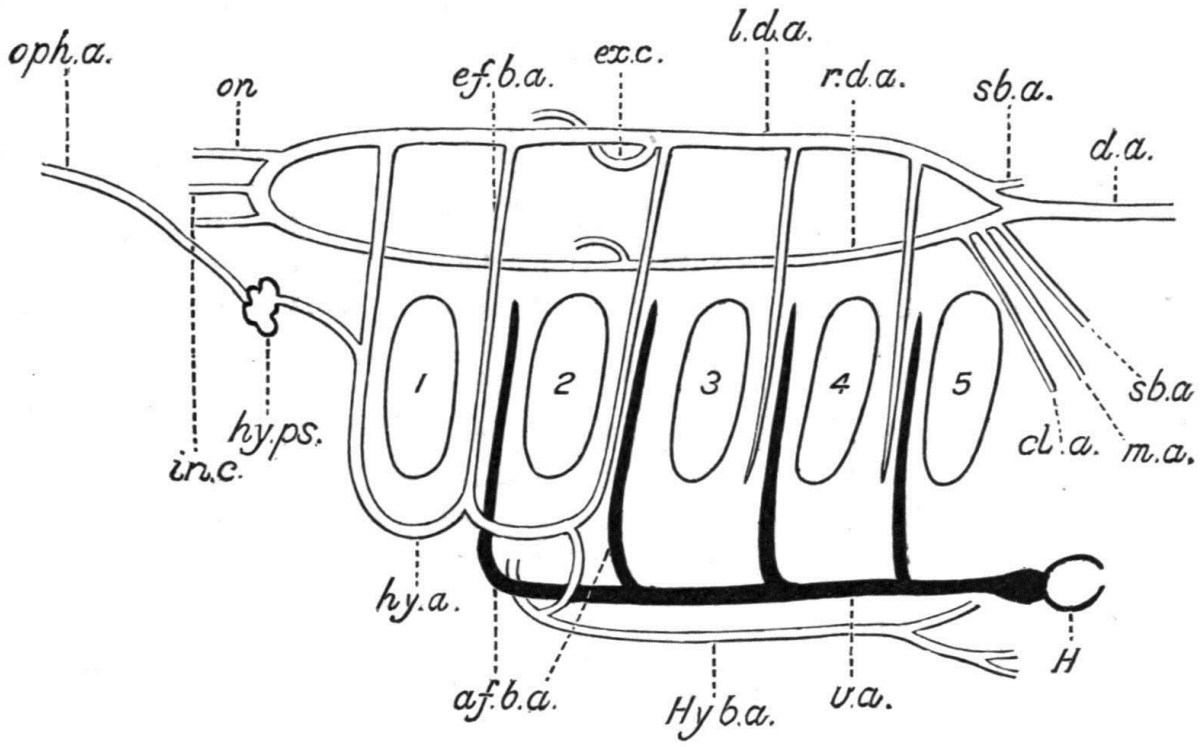
back



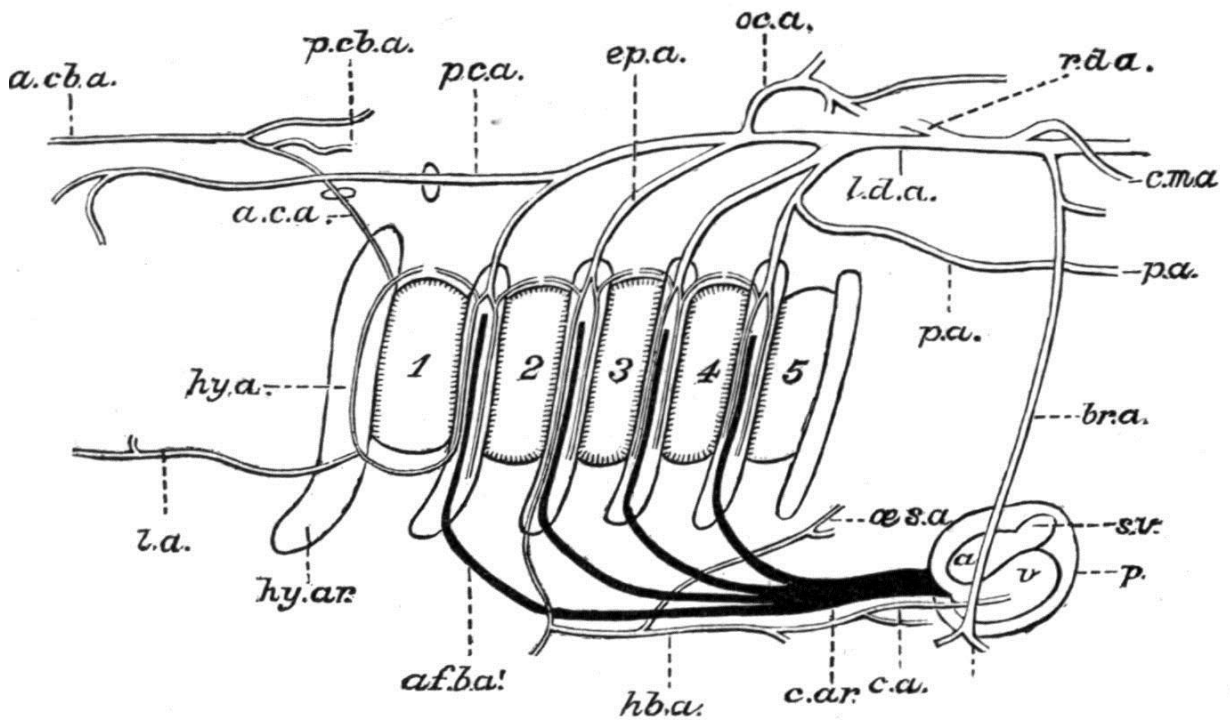
back



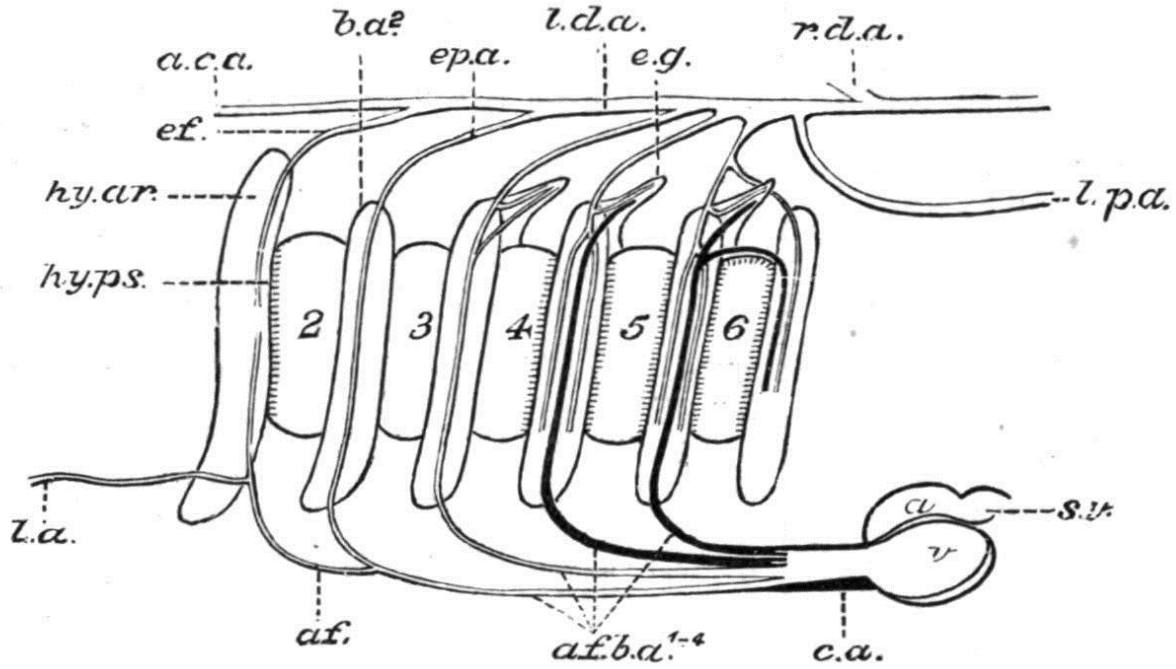
back


oph.a.
on
ef.b.a.
ex.c.
l.d.a.
r.d.a.
sb.a.
d.a.
1
2
3
4
5
sb.a
hy.ps.
in.c.
cl.a.
m.a.
hy.a.
af.b.a.
Hy b.a.
v.a.
H

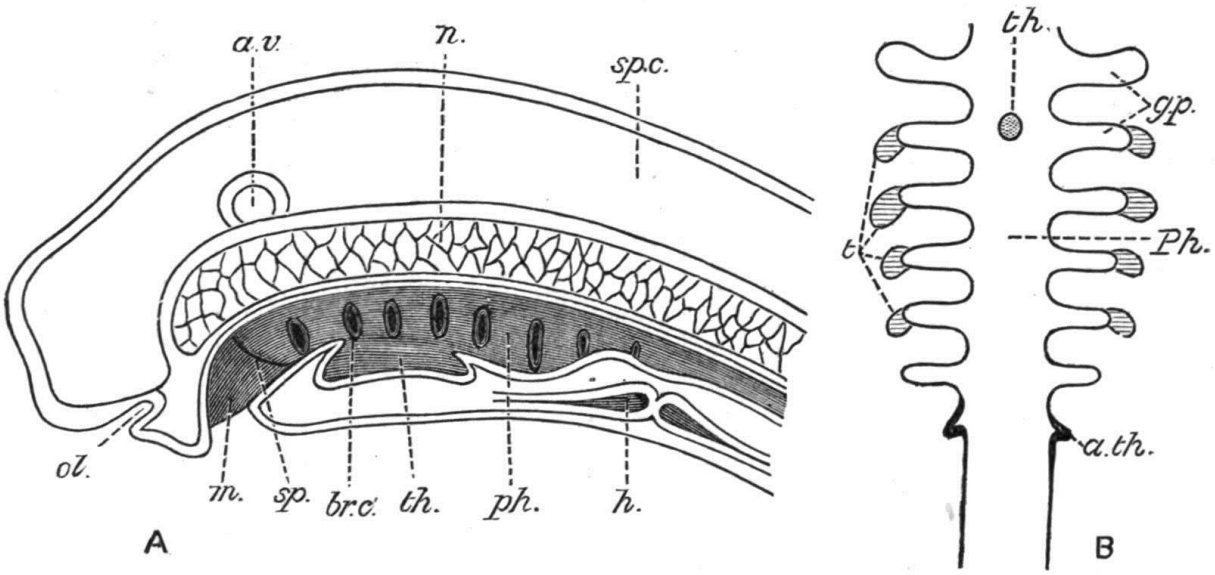
back


a.cb.a.
p.cb.a.
p.c.a.
ep.a.
oc.a.
r.d.a.
c.m.a
l.d.a.
a.c.a.
p.a.
p.a.
hy.a.
1
2
3
4
5
br.a.
æ.s.a.
s.v.
a
v
p.
l.a.
hy.ar.
af.b.a.
hb.a.
c.ar.
c.a.

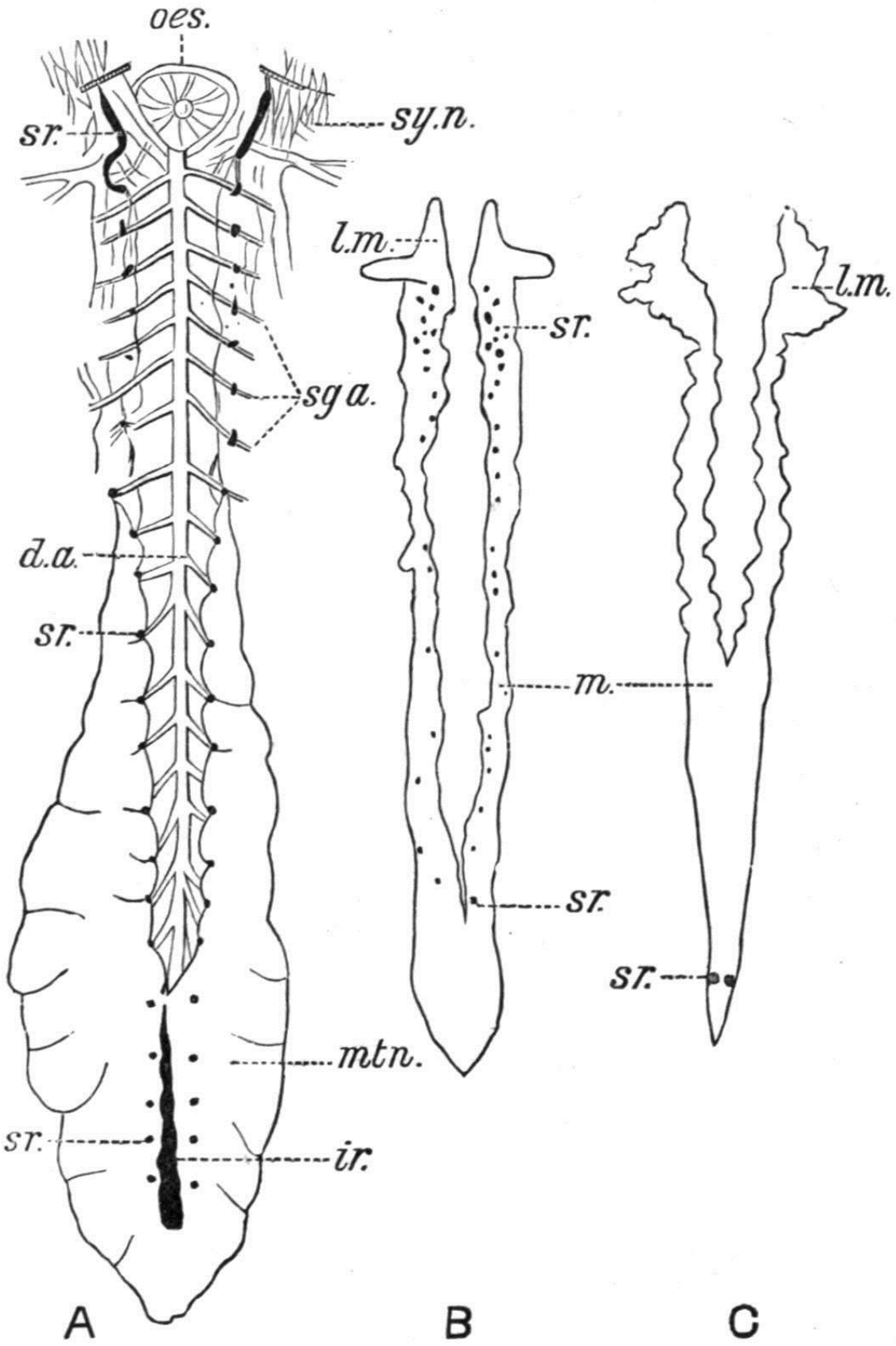
back


b.a²
l.d.a.
r.d.a.
a.c.a.
ep.a.
e.g.
ef.
hy.ar.
l.p.a.
hy.ps.
2
3
4
5
6
l.a.
a
v
s.v.
af.
af.b.a.¹⁻⁴
c.a.

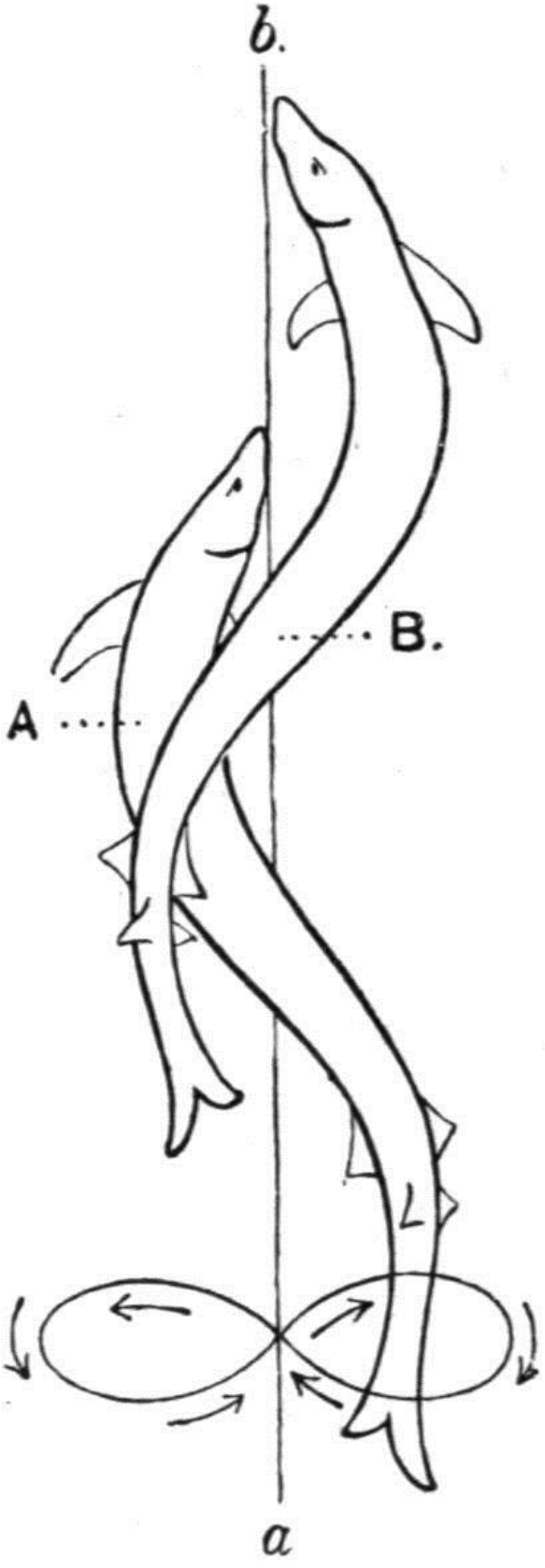
back



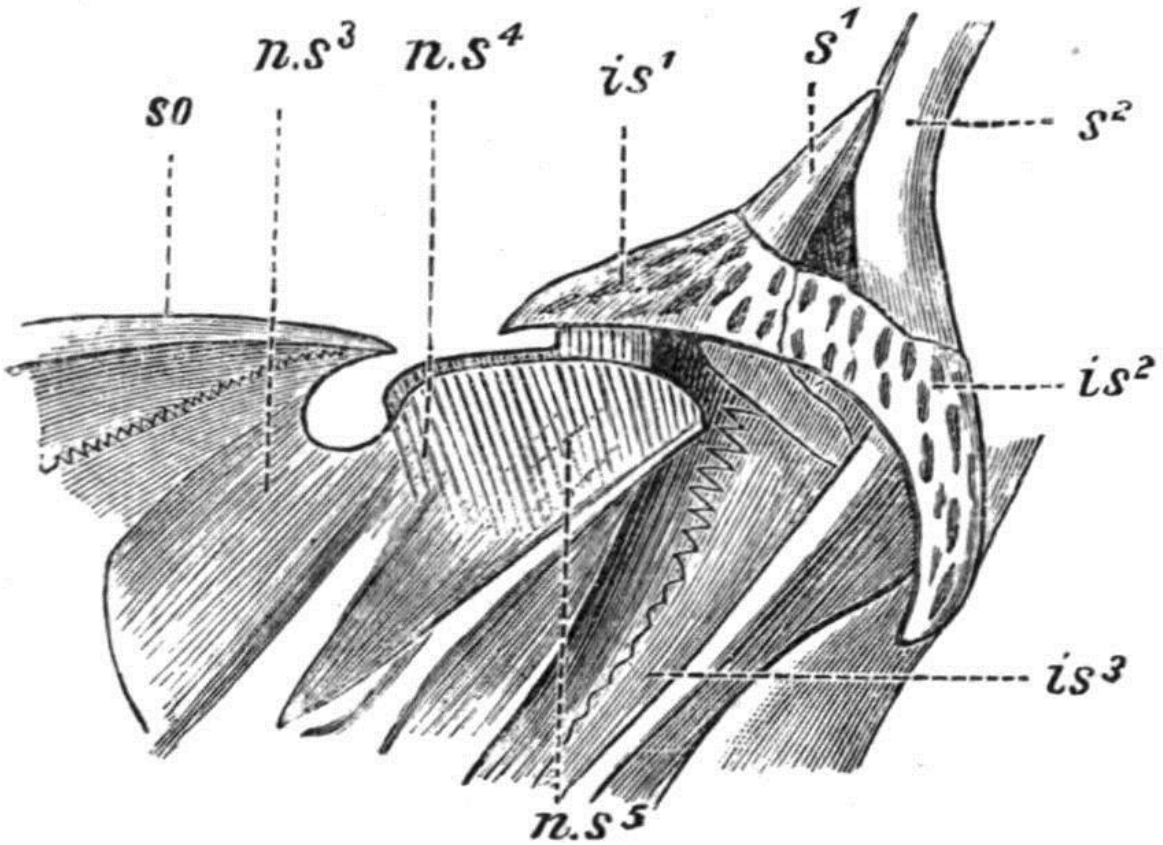
back



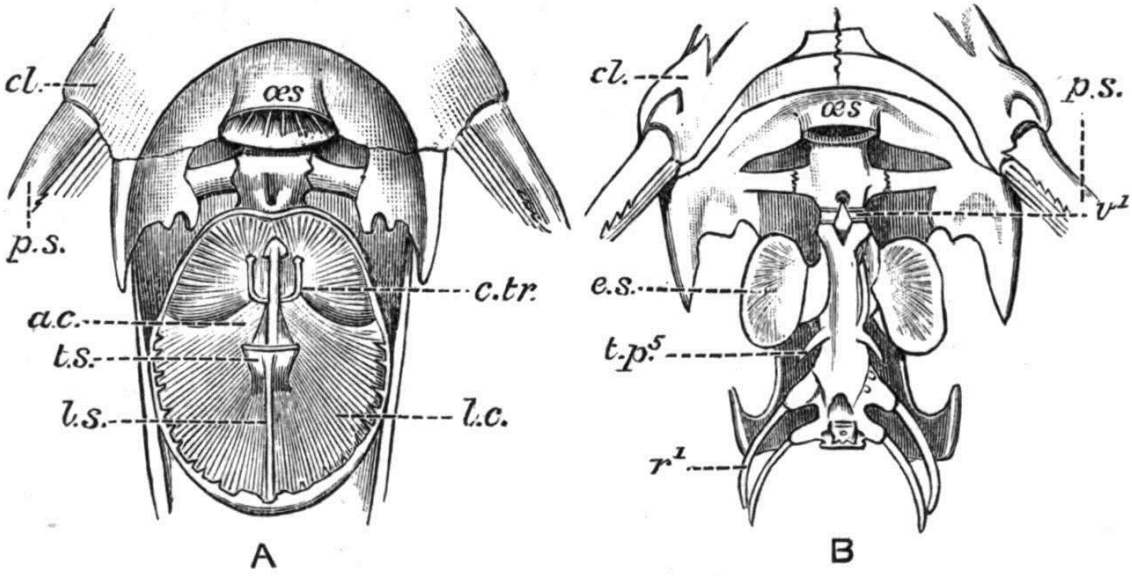
back



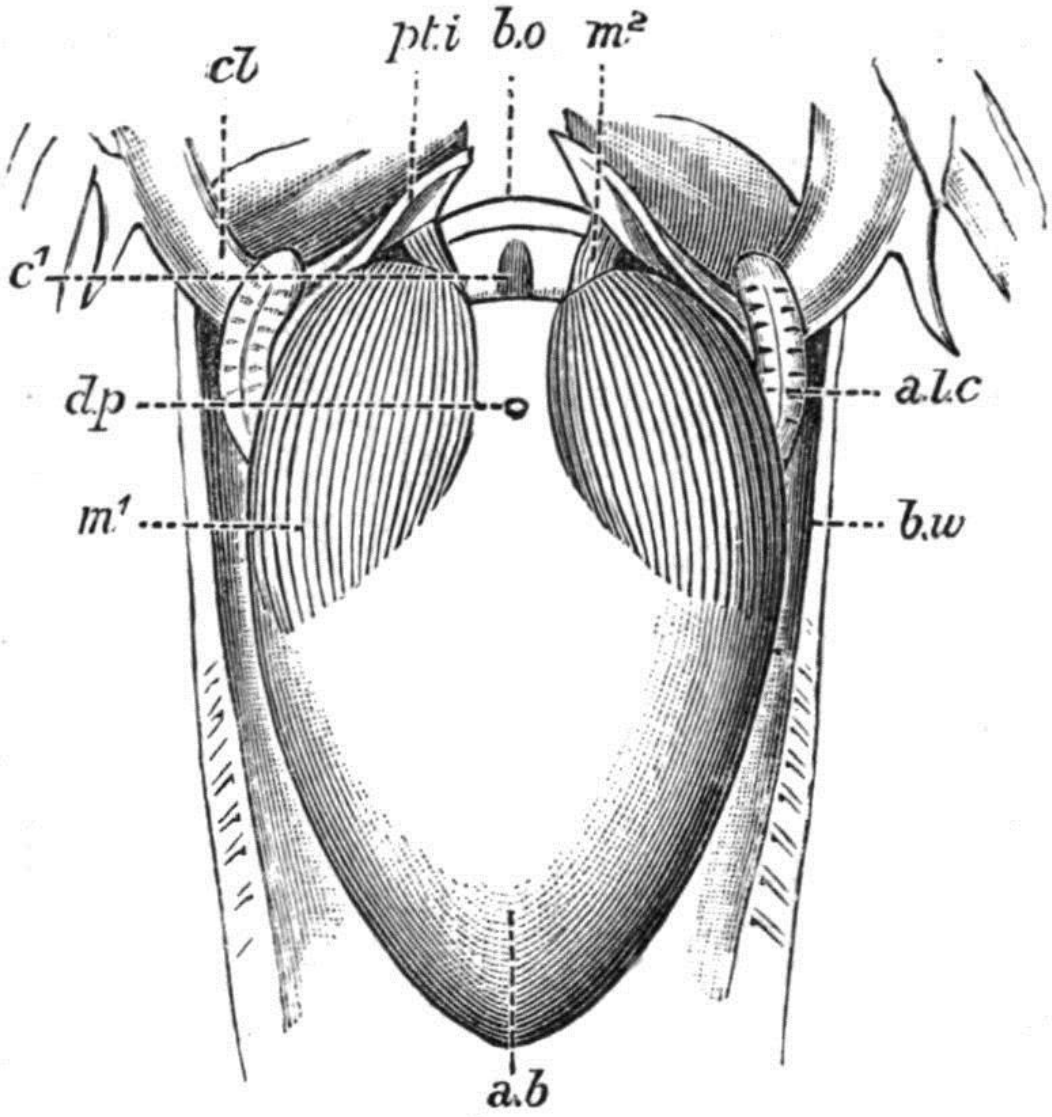
back



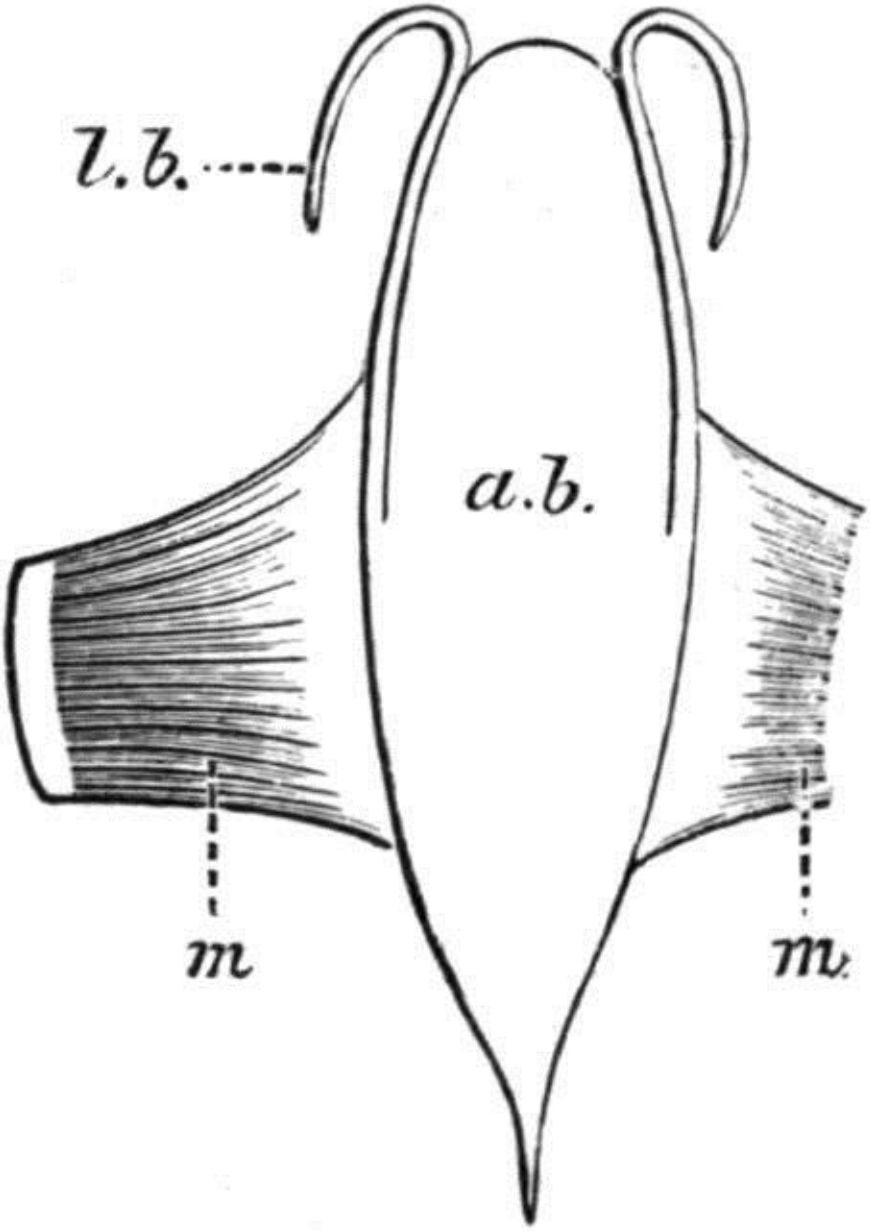
back



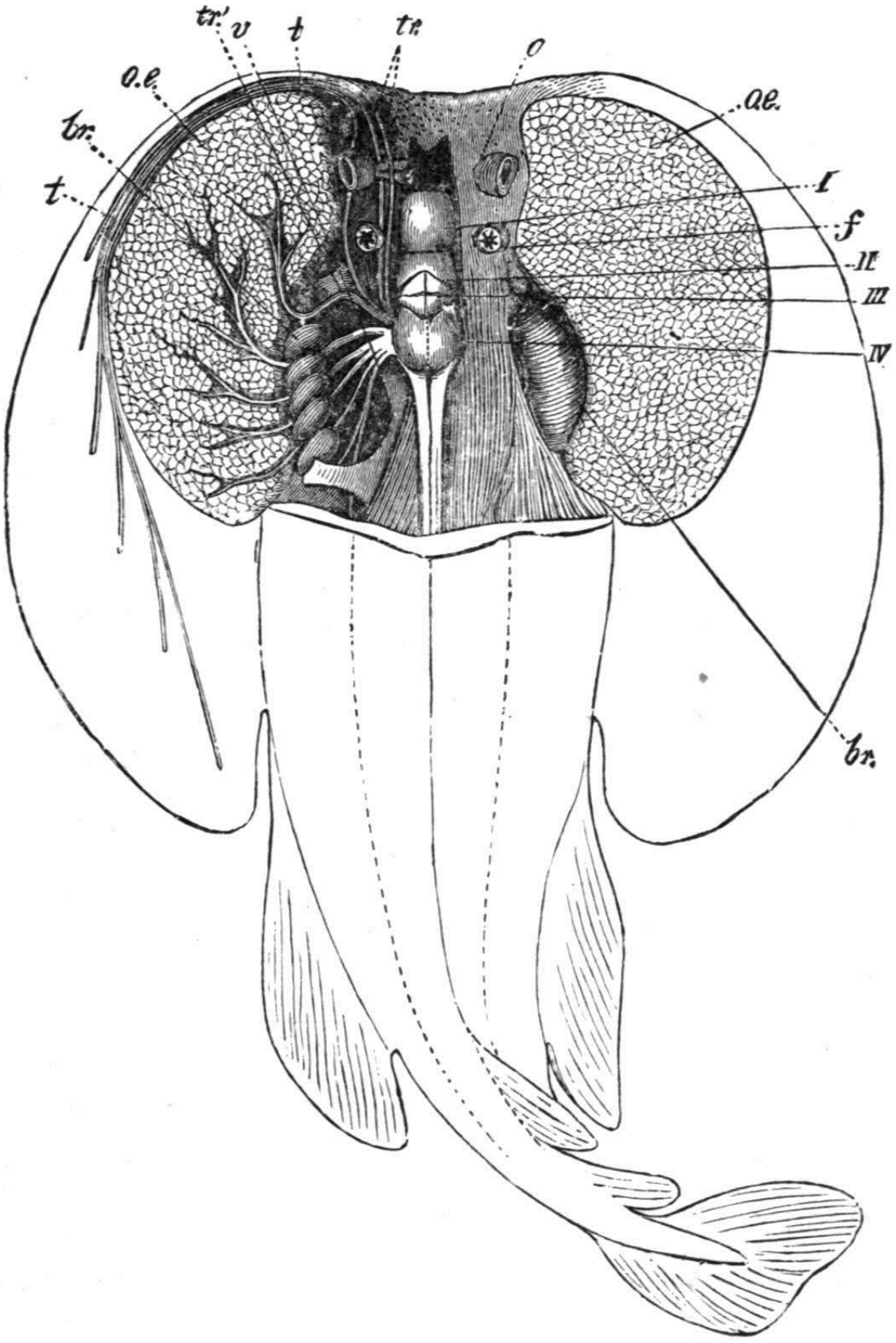
back



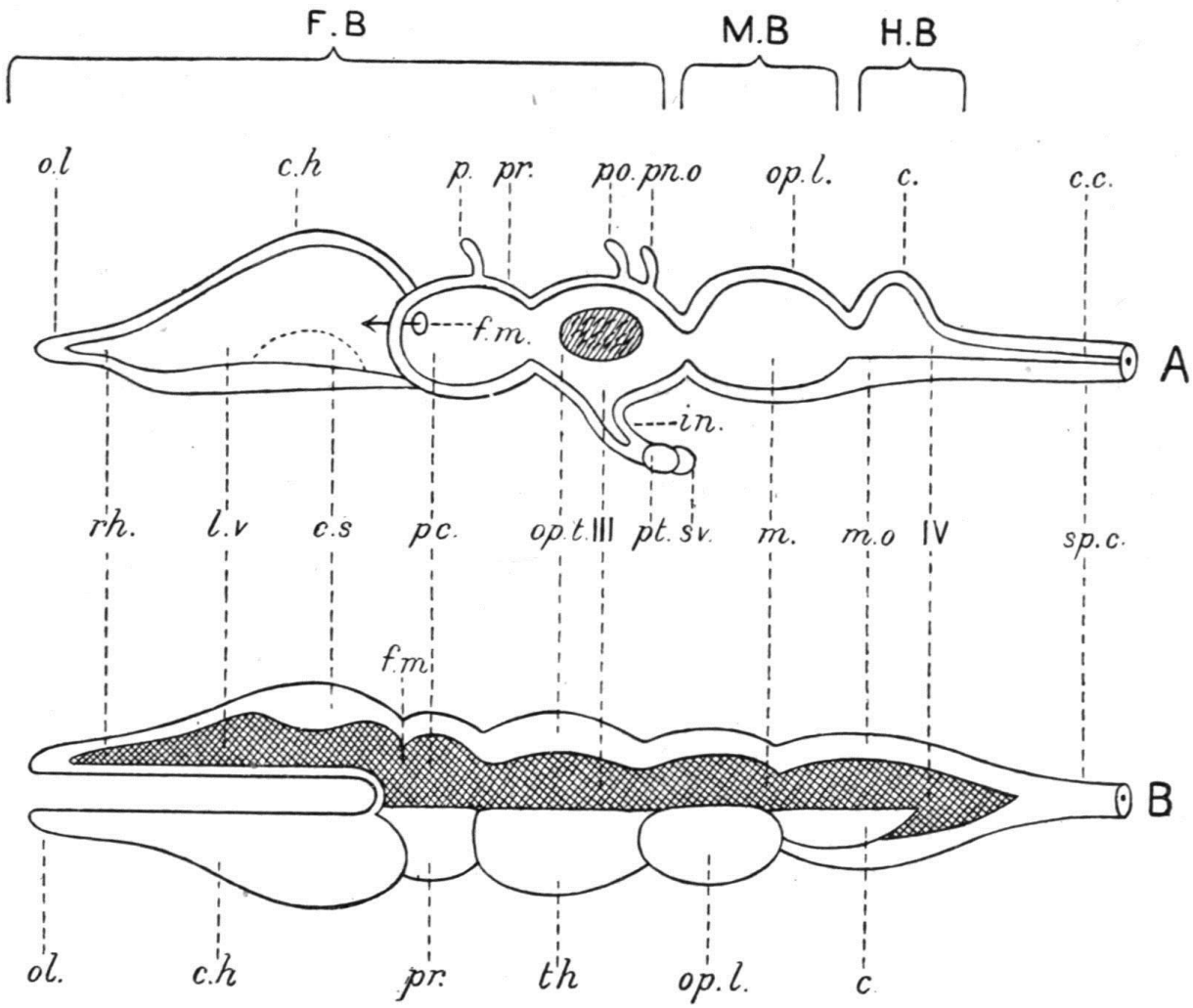
back



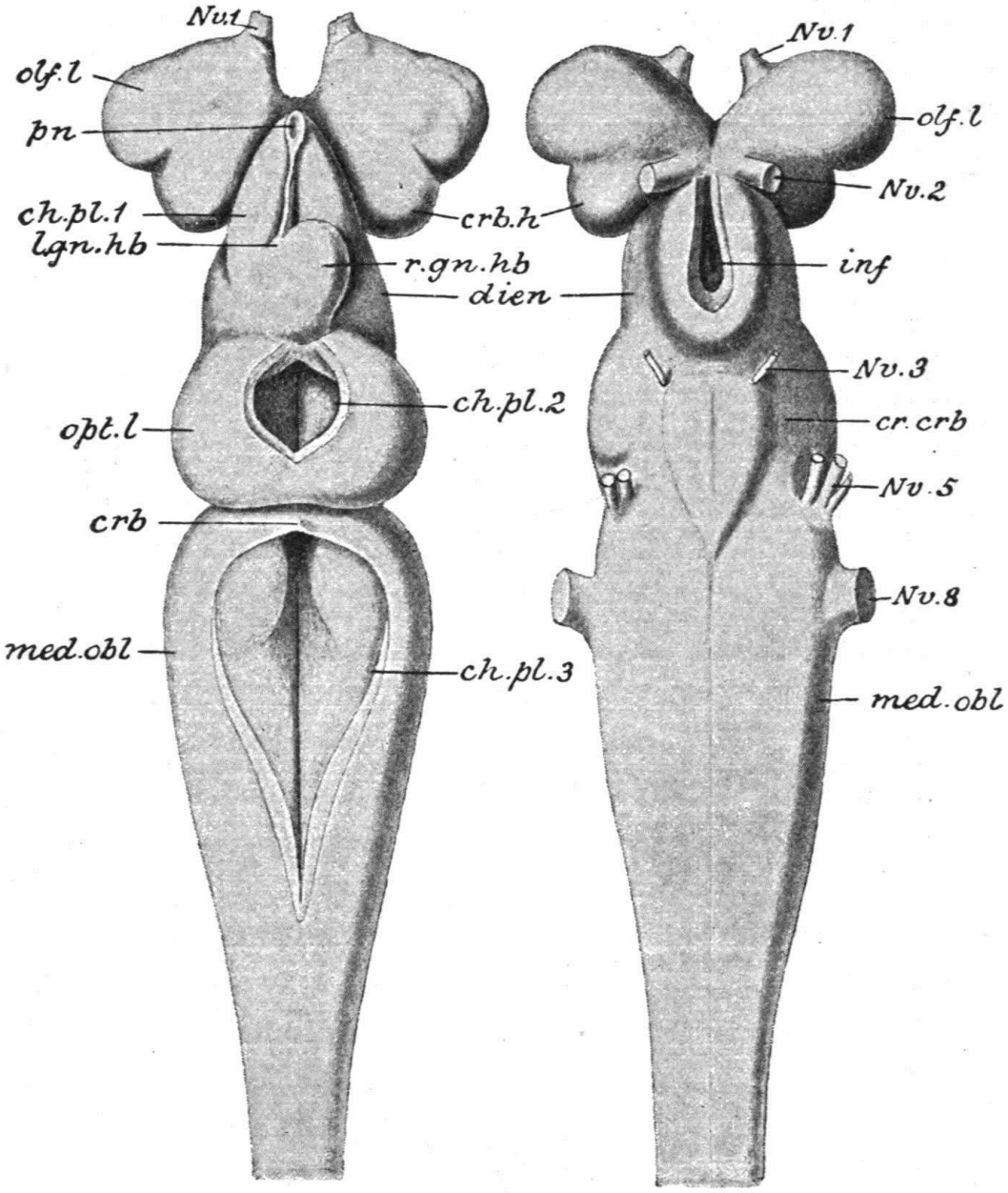
back



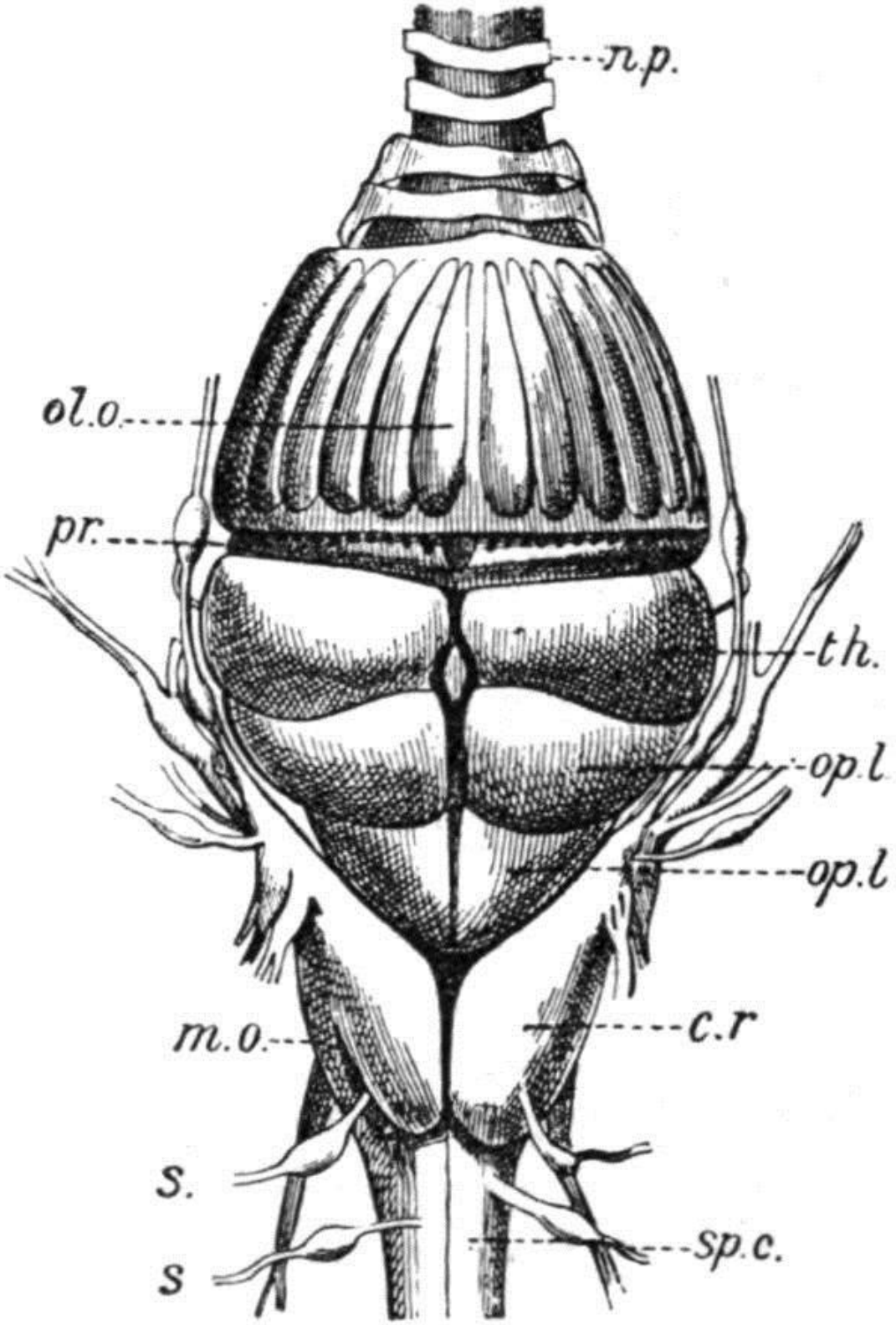
back


F.B
M.B
H.B
o.l
c.h
p.
pr.
po.
pn.o
op.l.
c.
c.c.
f.m.
in.
A
rh.
l.v
c.s
pc.
op.t.
III
pt.
sv.
m.
m.o
IV
sp.c.
f.m.
B
ol.
c.h
pr.
th
op.l.
c

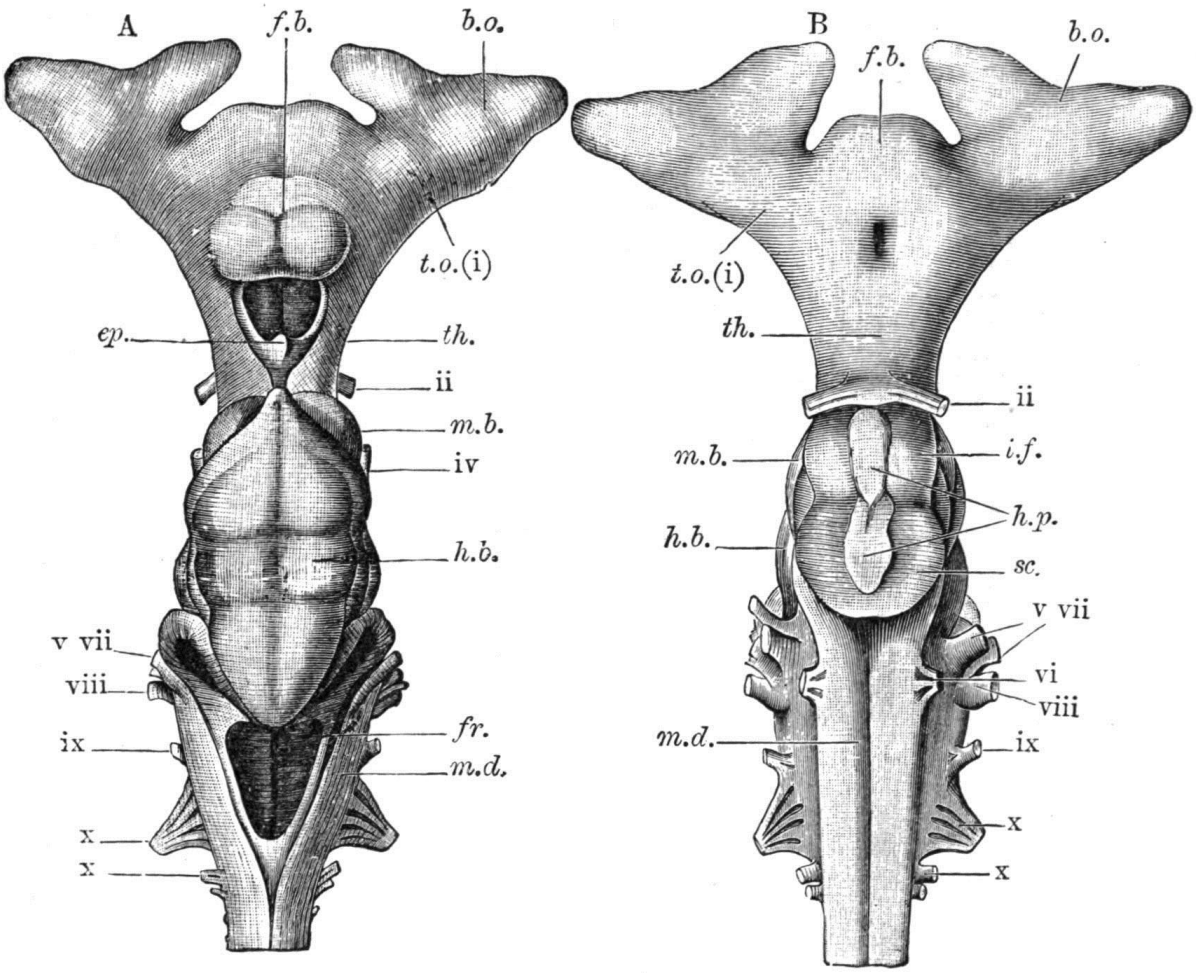
back


Nv.1
olf.l
pn
ch.pl.1
lgn.hb
crb.h
r.gn.hb
dien
ch.pl.2
opt.l
crb
med.obl
ch.pl.3
Nv.1
olf.l
Nv.2
inf
Nv.3
cr.crb
Nv.5
Nv.8
med.obl

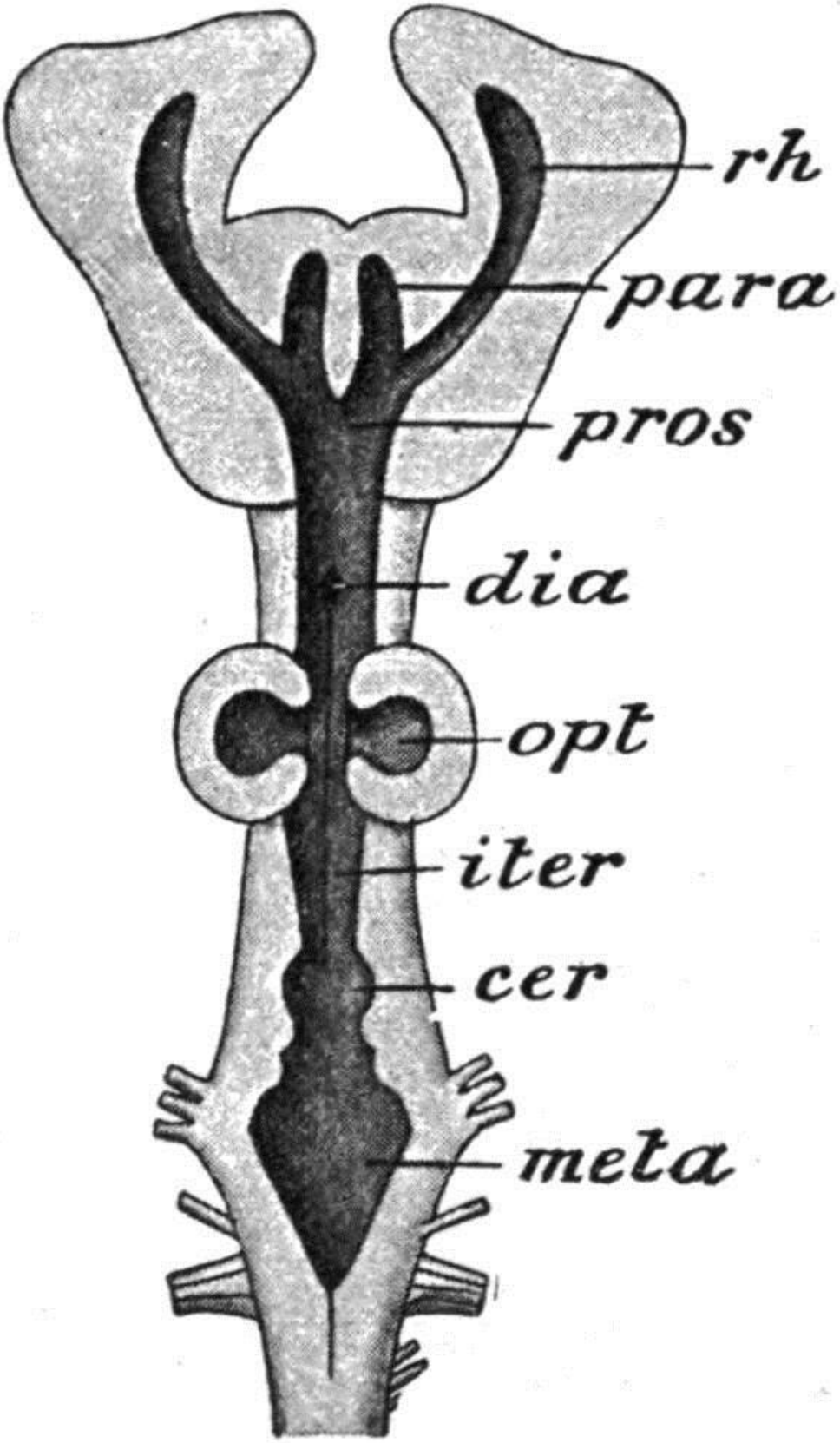
back



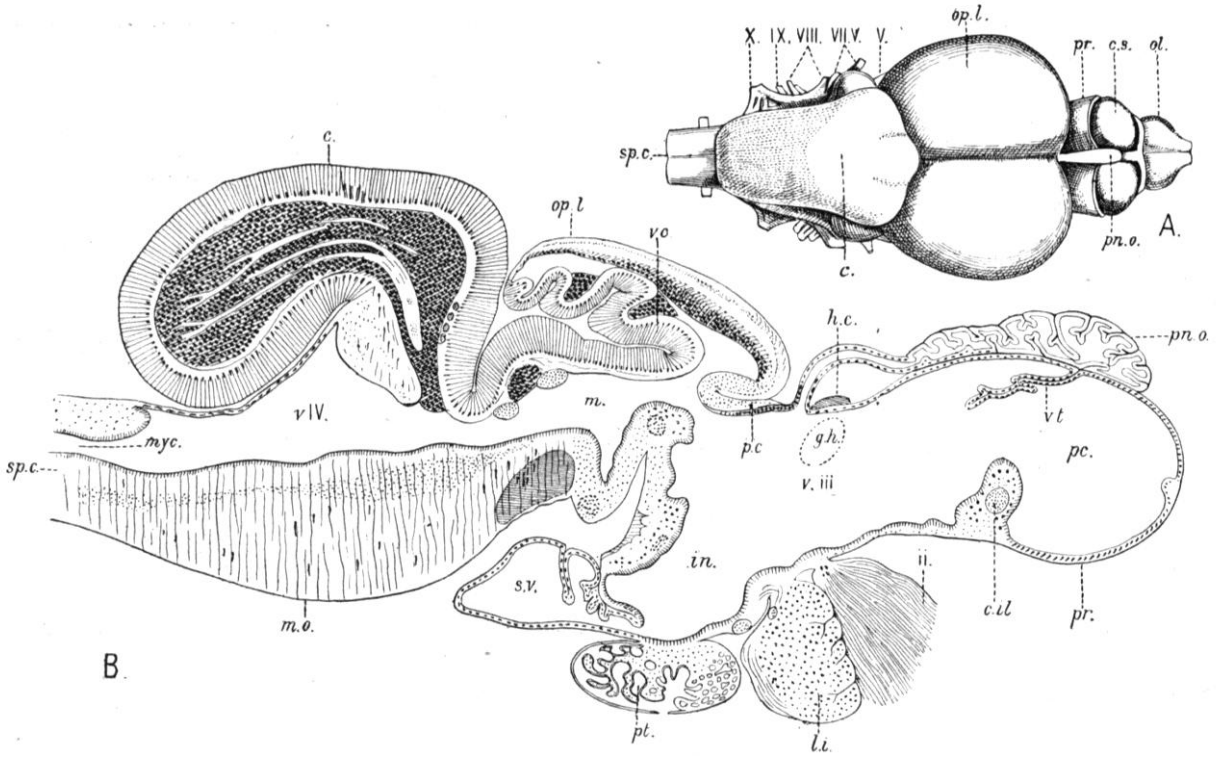
back


A
f.b.
b.o.
t.o.(i)
ep.
th.
ii
m.b.
iv
h.b.
v vii
viii
ix
fr.
m.d.
x
x
B
f.b.
b.o.
t.o.(i)
th.
ii
m.b.
i.f.
h.p.
h.b.
sc.
v vii
vi
viii
m.d.
ix
x
x

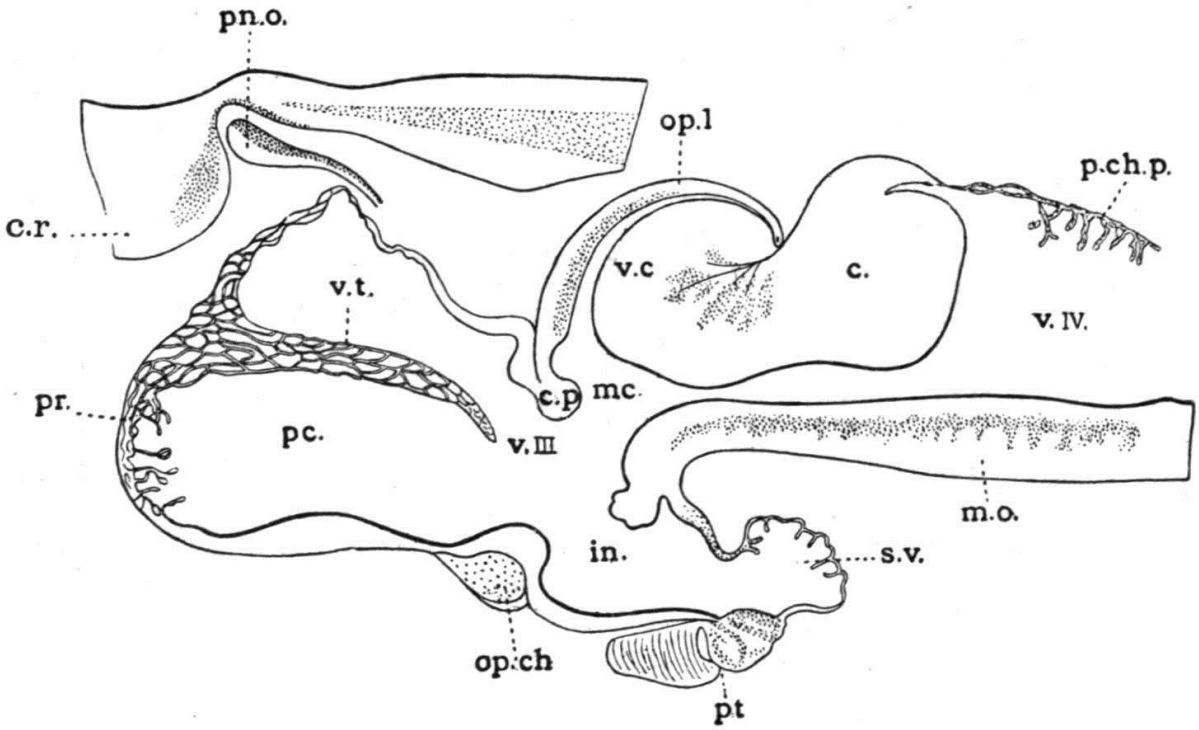
back



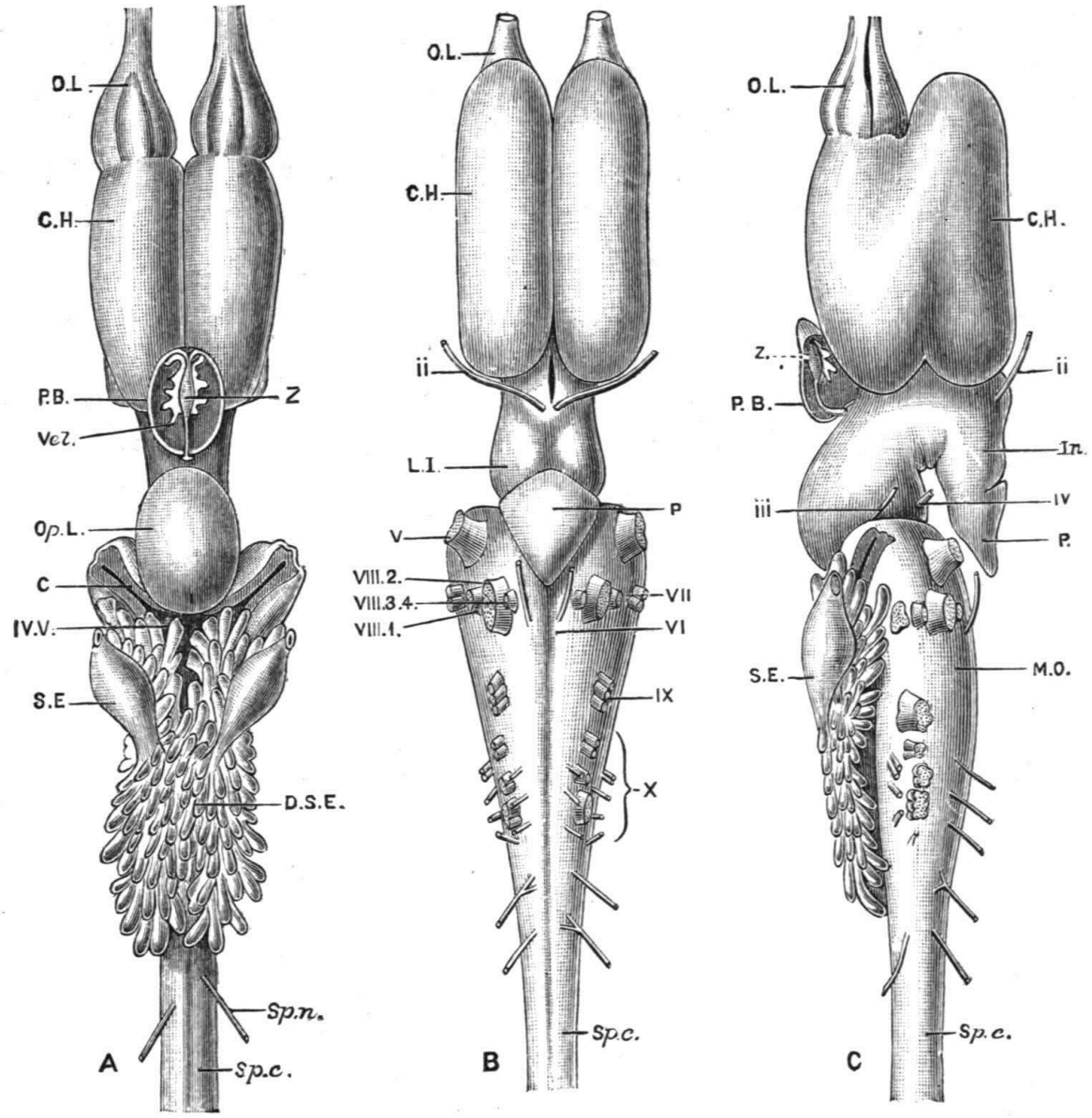
back


op. l.
X. IX. VIII. VII V. V.
pr. c.s. ol.
sp.c.
A.
pn.o.
c.
c.
op. l
v.o
h.c.
pn. o.
v IV.
m.
v t
myc.
p.c
g.h.
pc.
sp.c.
v. iii
in.
s.v.
ii.
c.ll
pr.
m.o.
B.
pt.
l.i.

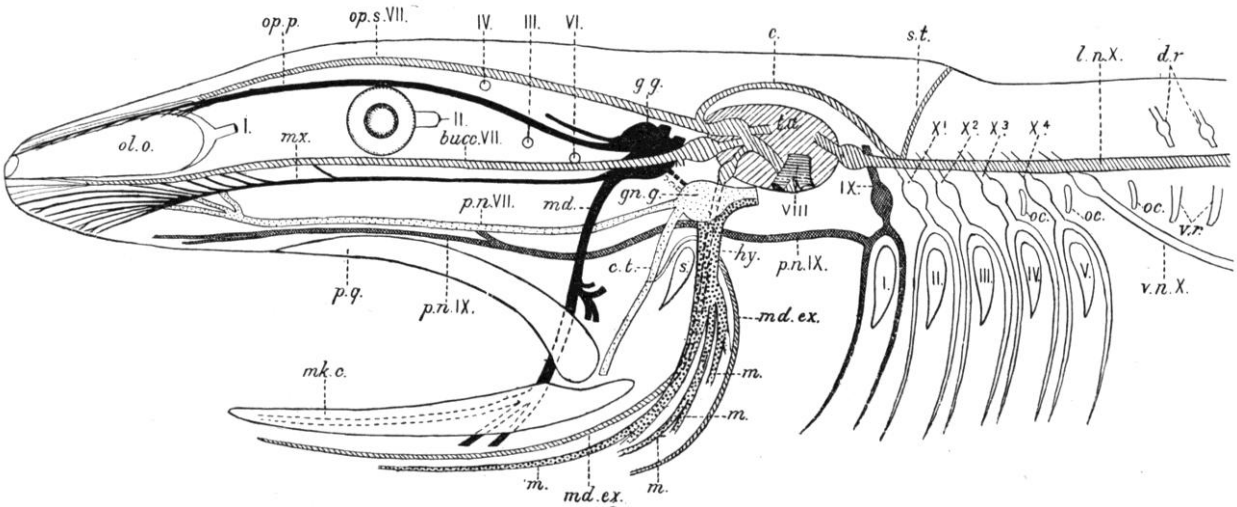
back



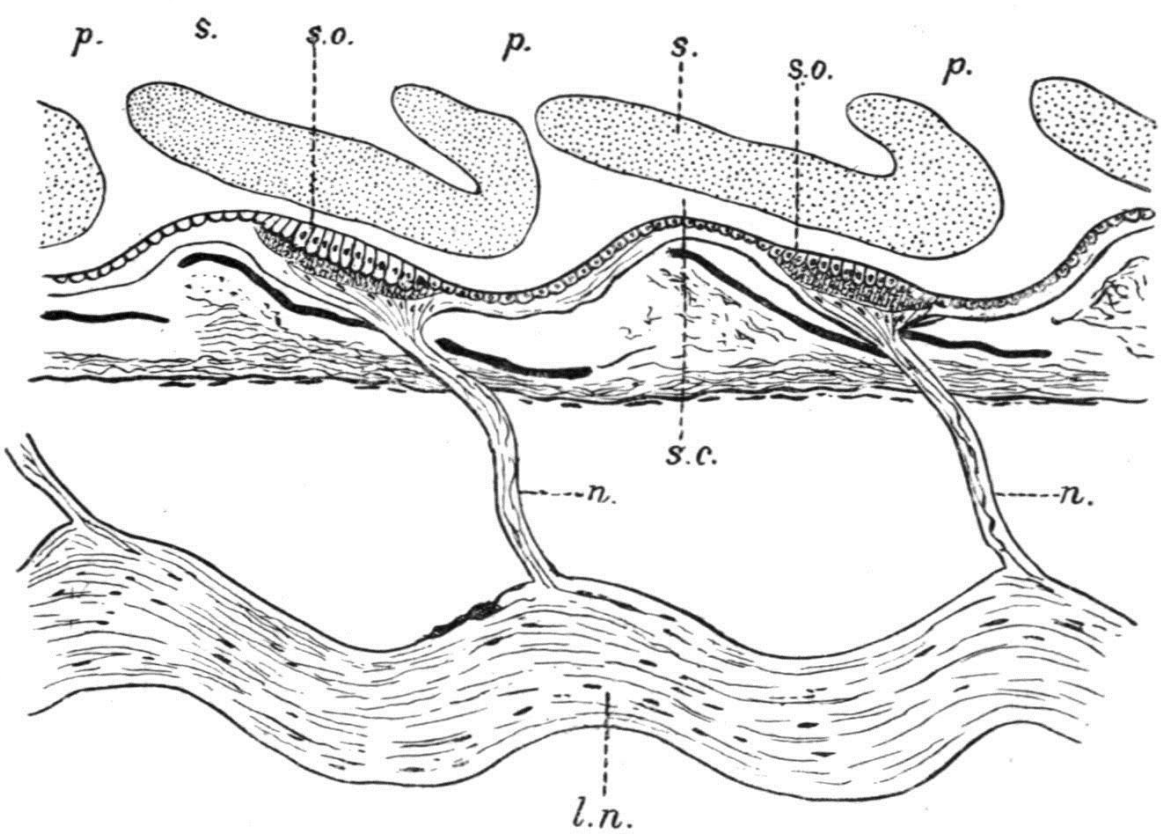
back


O.L.
C.H.
P.B.
Z
Vez.
Op.L.
C
IV.V.
S.E
D.S.E.
Sp.n.
Sp.c.
A
O.L.
C.H.
ii
L.I.
P
V
VIII.2.
VIII.3.4.
VIII.1.
VII
VI
IX
X
Sp.c.
B
O.L.
C.H.
Z.
ii
P. B.
In.
iii
IV
P.
S.E.
M.O.
Sp.c.
C

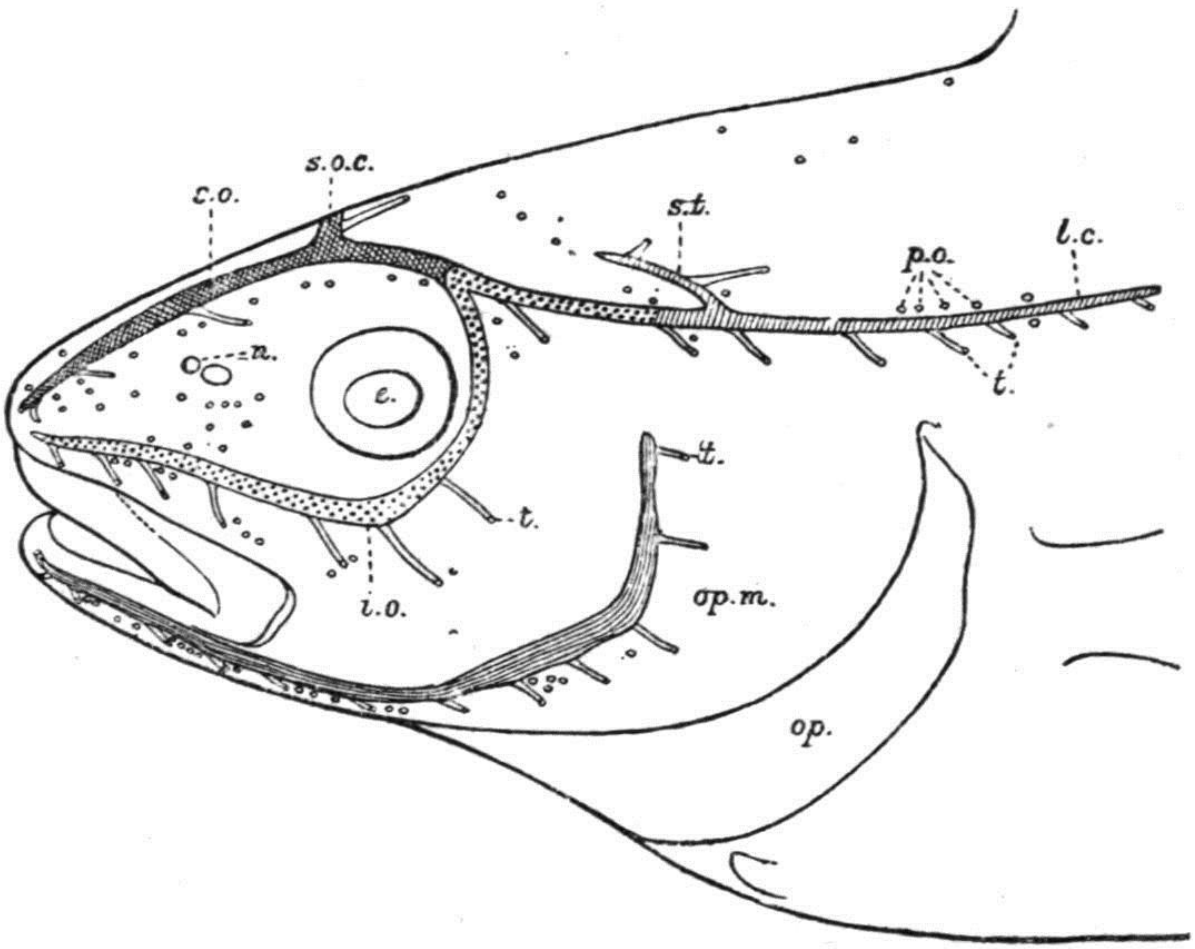
back


op.p.
op.s.VII.
IV.
III.
VI.
c.
s.t.
l.n.X.
d.r
g.g.
ol.o.
I.
II.
mx.
bucc.VII.
t.a.
X¹ X² X³ X⁴
p.n.VII.
md.
gn.g.
VIII
IX.
oc.
oc.
oc.
v.r.
c.t.
s.
hy.
p.n.IX.
I.
II.
III.
IV.
V.
v.n.X.
p.g.
p.n.IX.
md.ex.
mk.c.
m.
m.
m.
md.ex.
m.

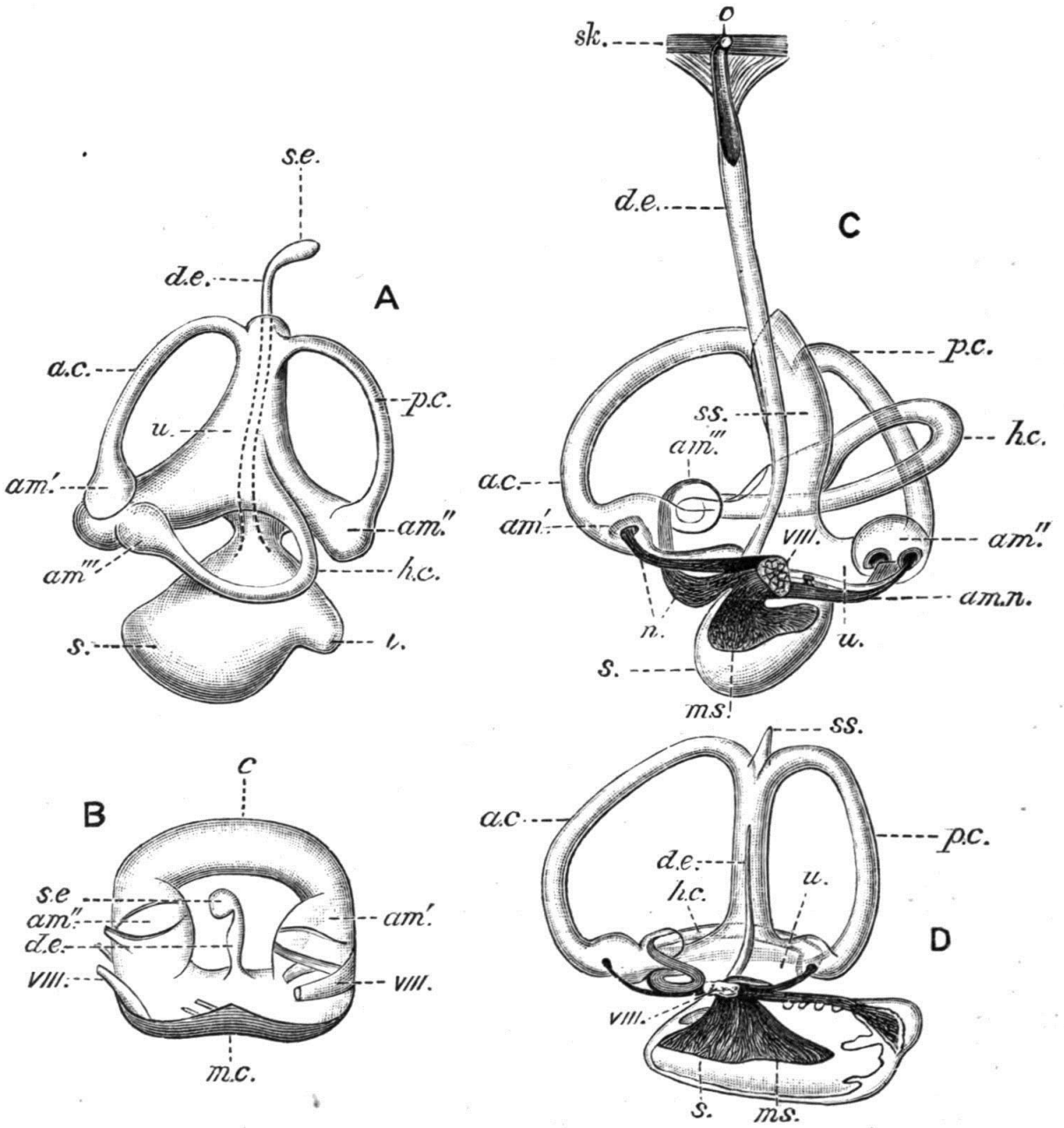
back



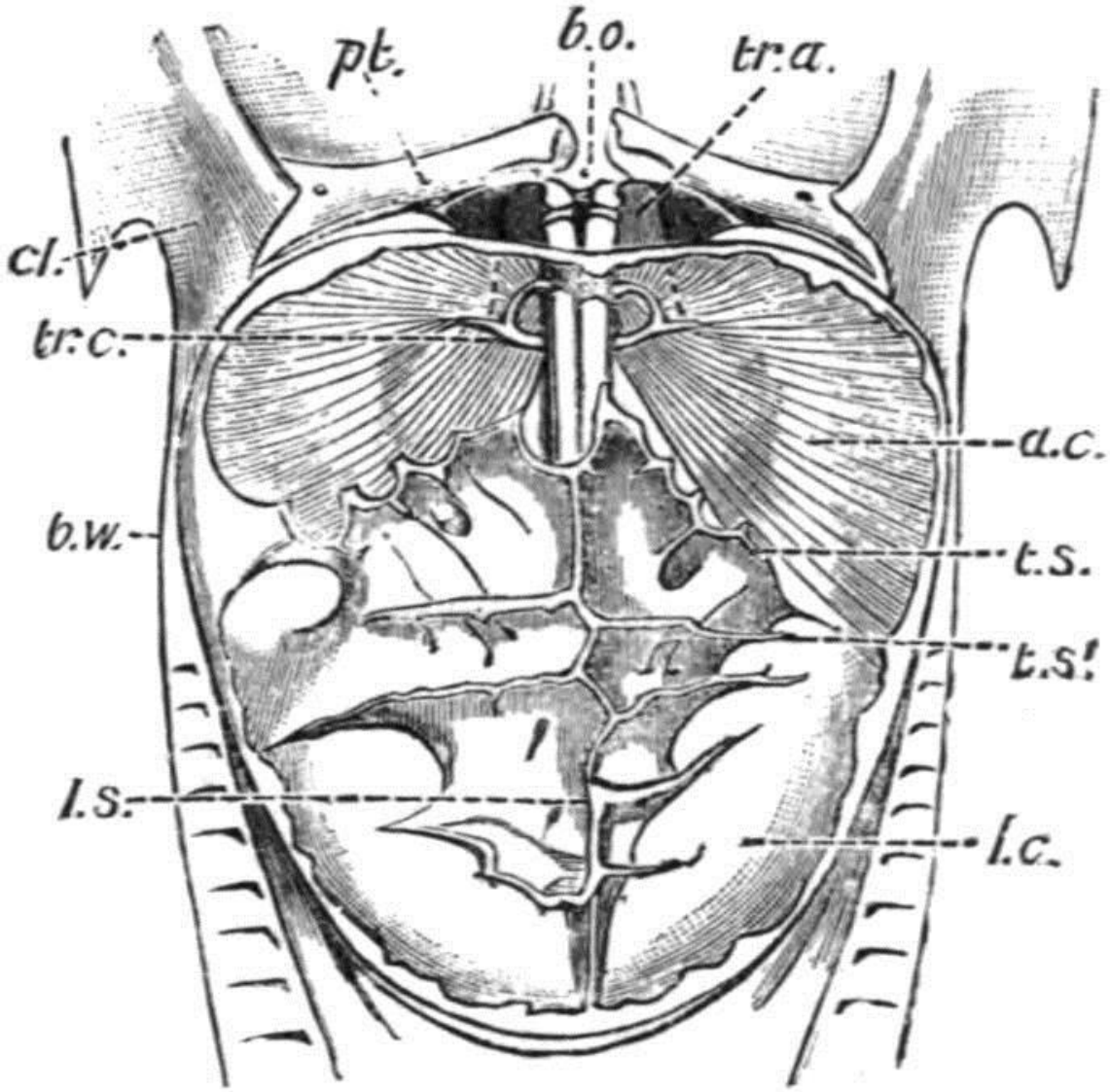
back



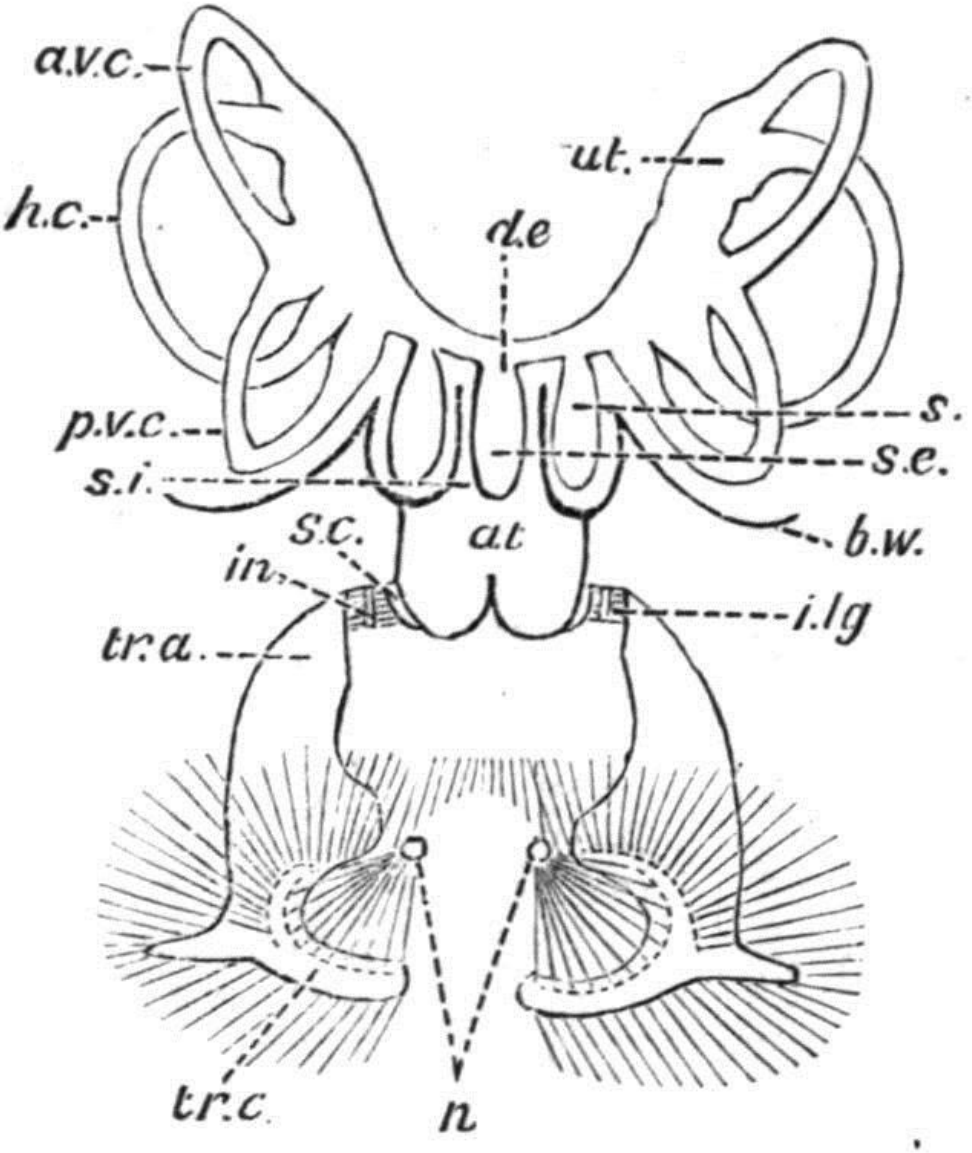
back


s.e.
d.e.
A
a.c.
p.c.
u.
am'.
am''.
am'''.
h.c.
s.
l.
B
c
s.e
am''.
d.e.
VIII.
am'.
VIII.
m.c.
o
sk.
d.e.
C
p.c.
ss.
am'''.
h.c.
a.c.
am'.
VIII.
am''.
am.n.
n.
u.
s.
ms!
ss.
a.c.
p.c.
d.e.
h.c.
u.
D
VIII.
s.
ms.

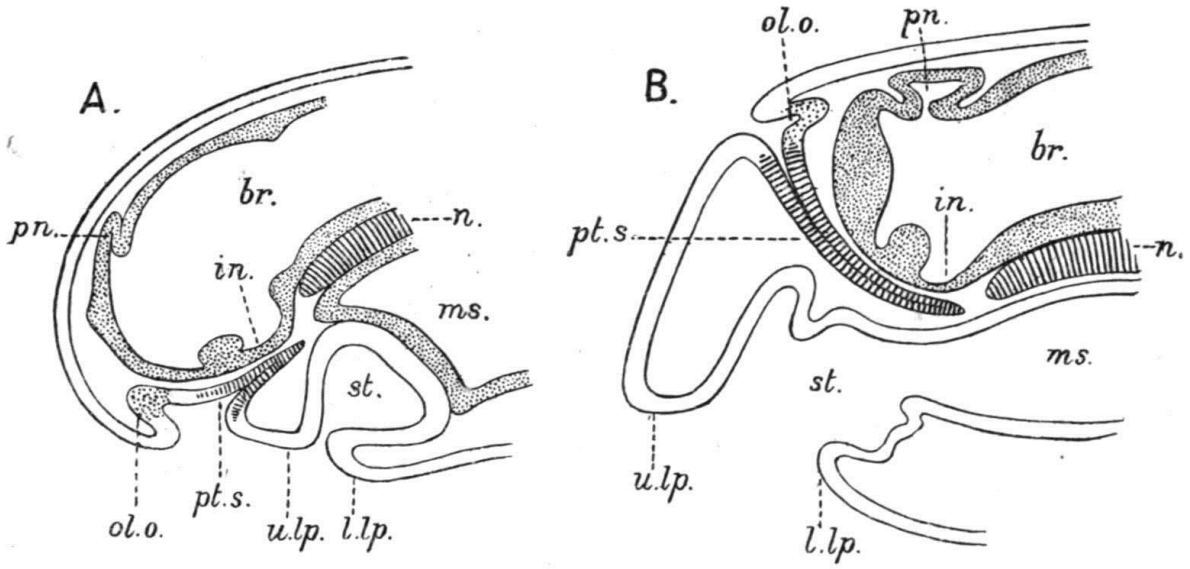
back



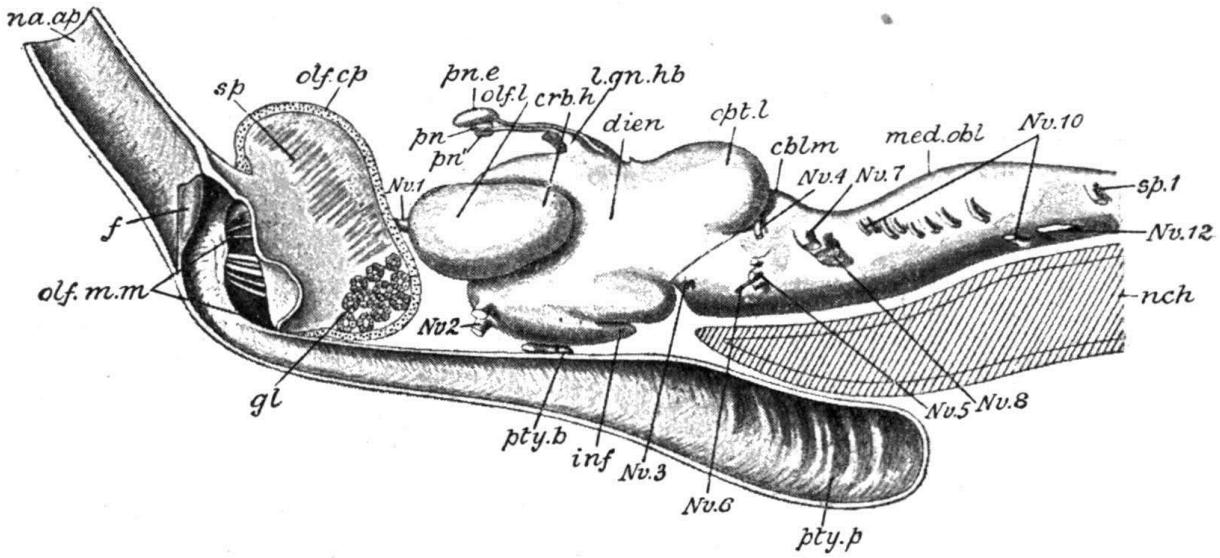
back



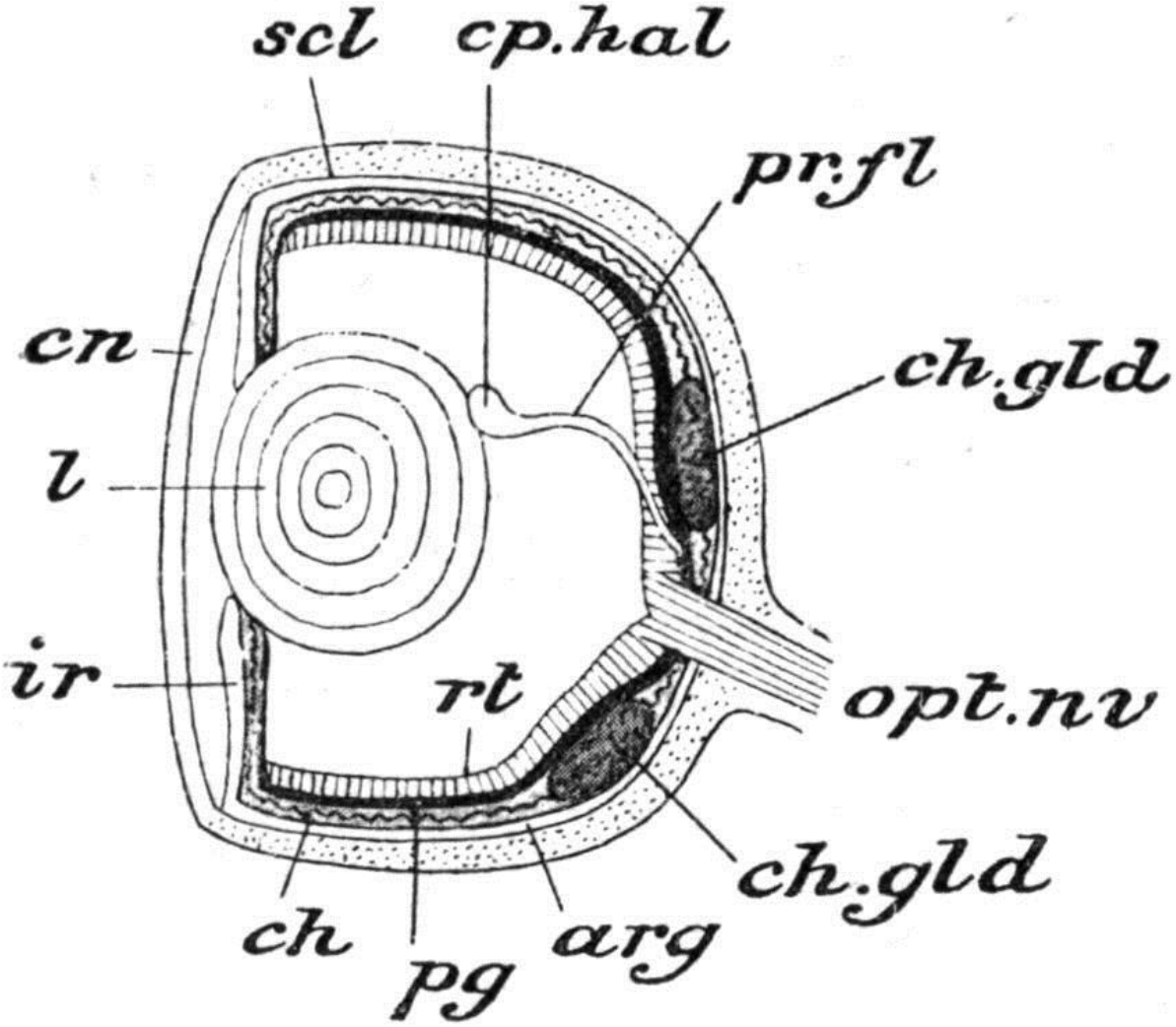
back



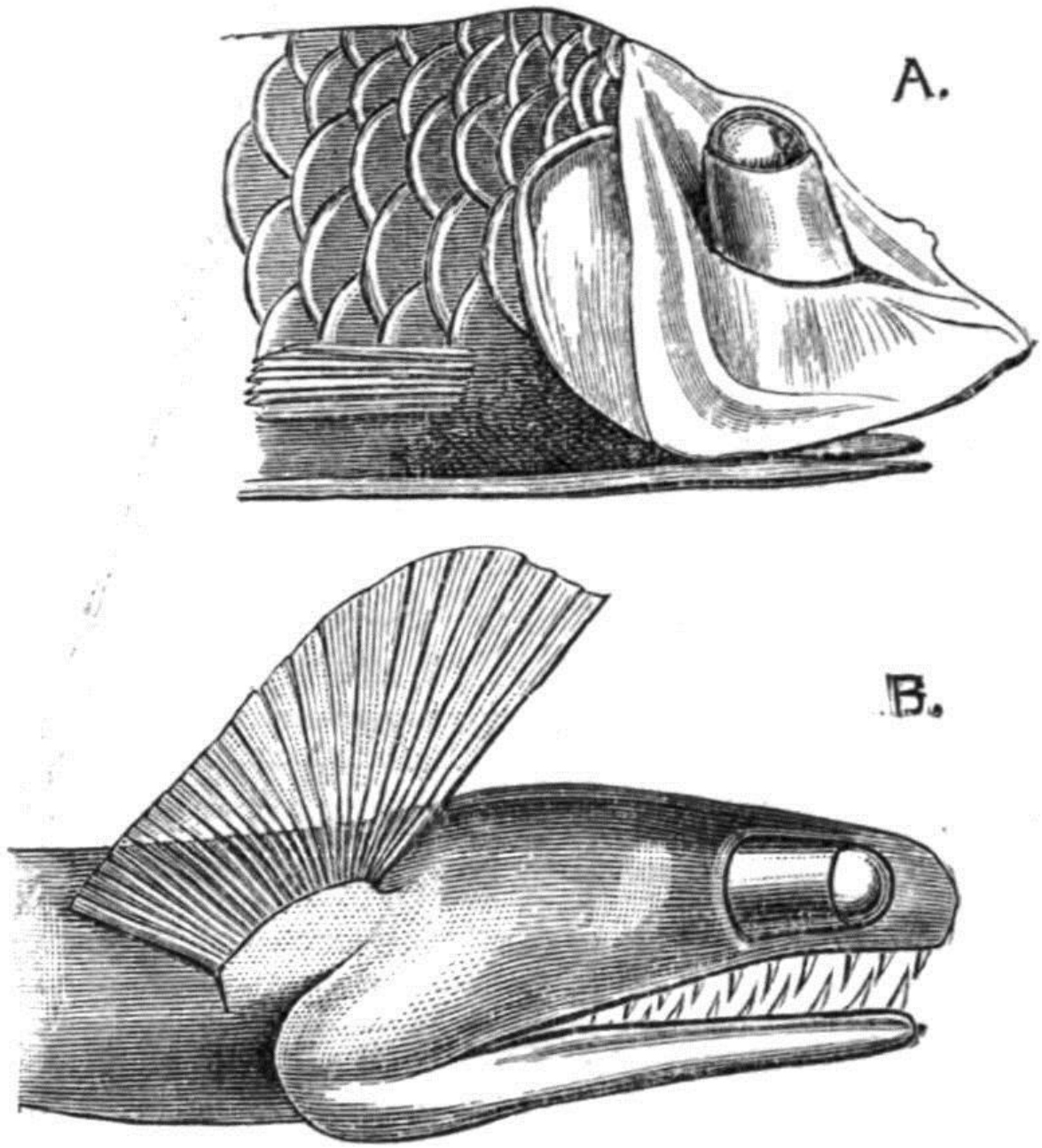
back


na.ap
sp
olf.cp
pn.e
olf.l
crb.h
l.gn.hb
dien
cpt.l
pn
pn'
Nv.1
cblm
med.obl
Nv.10
Nv.4
Nv.7
sp.1
Nv.12
f
olf.m.m
nch
Nv2
gl
Nv.5
Nv.8
pty.b
inf
Nv.3
Nv.6
pty.p

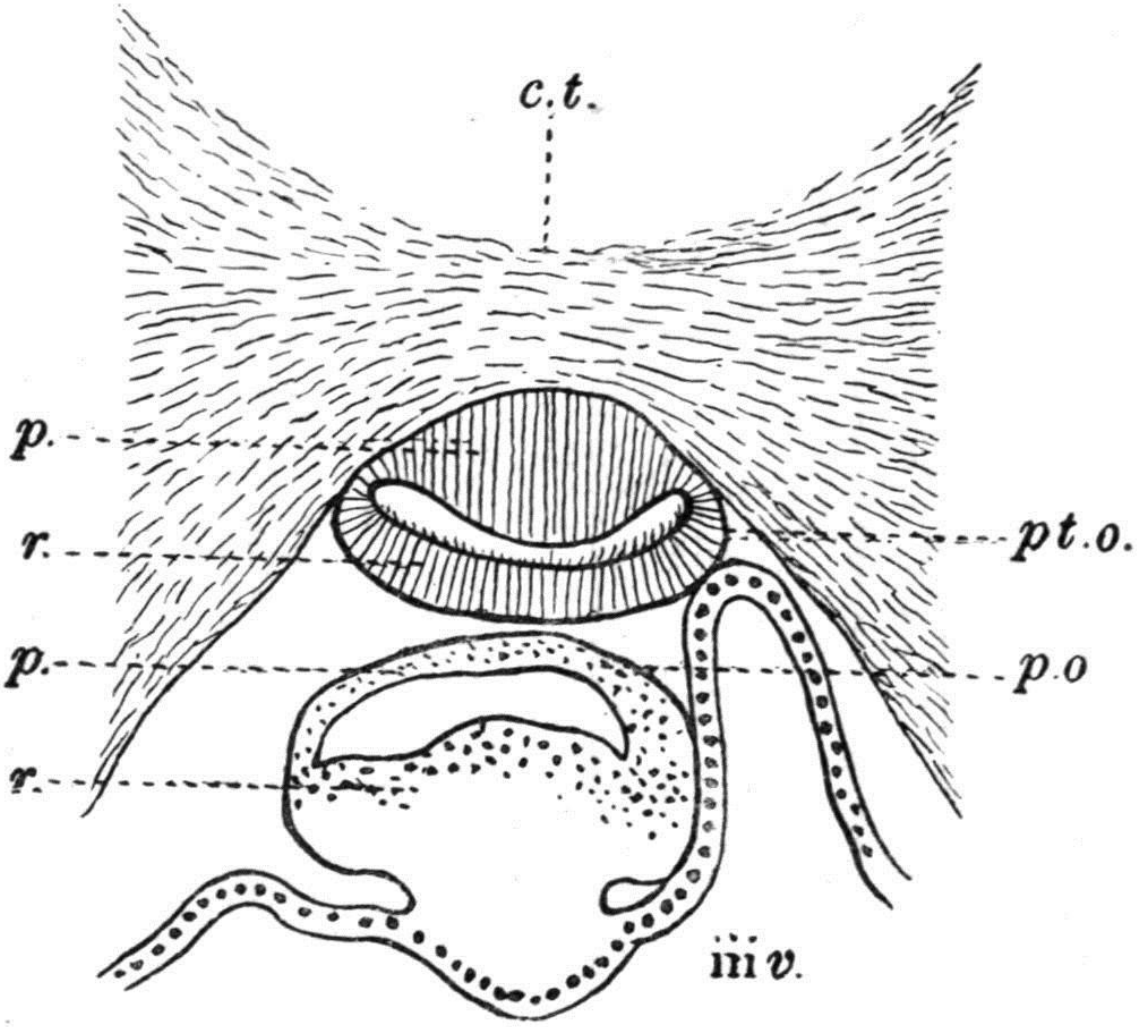
back



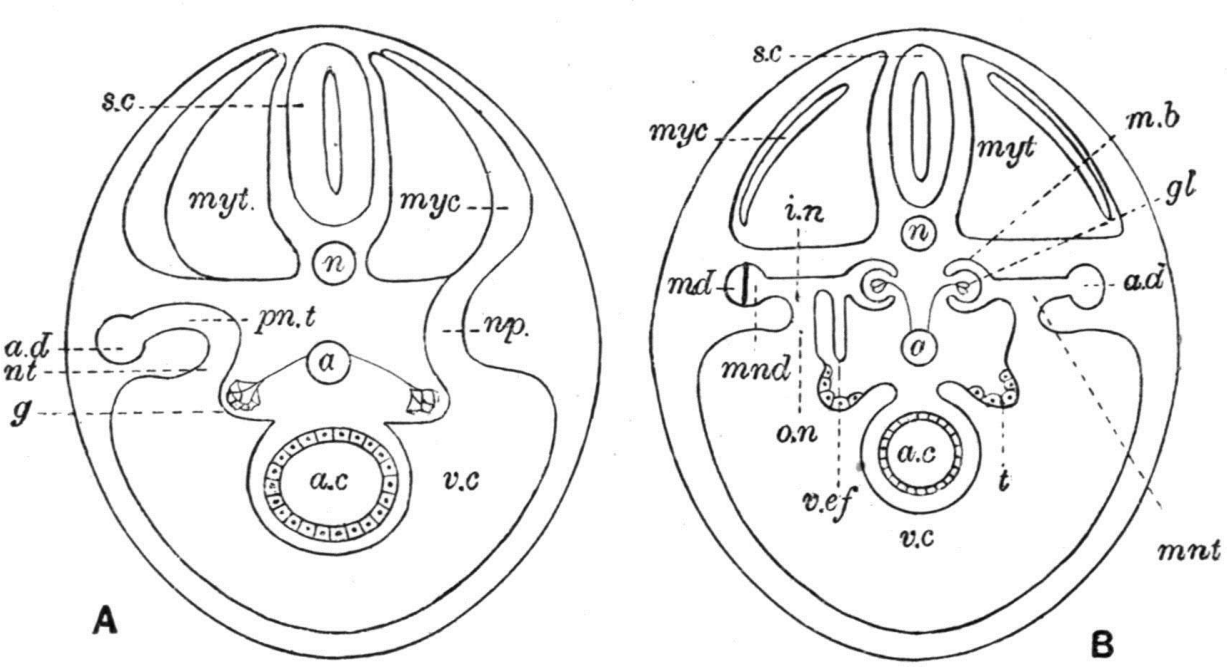
back



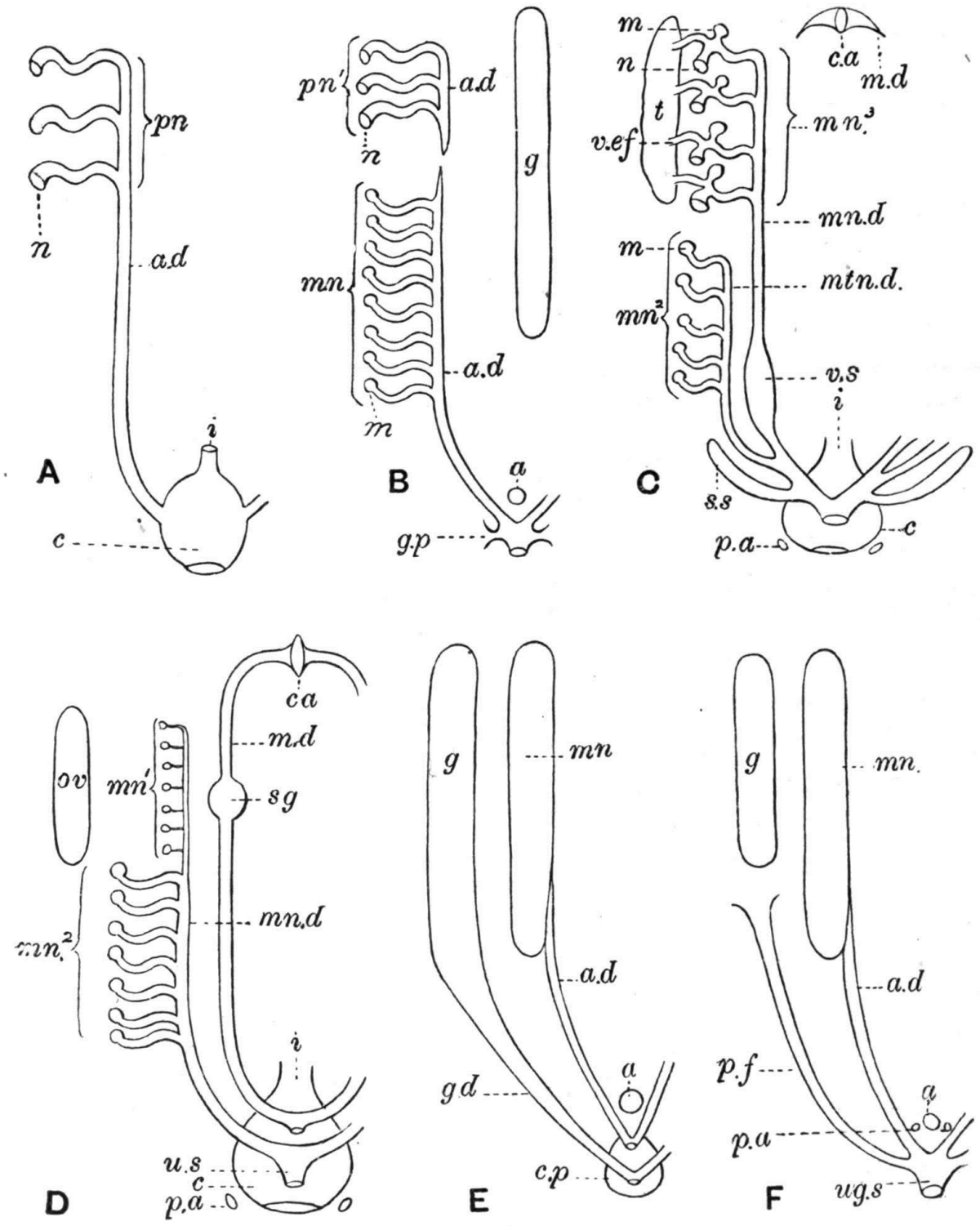
back



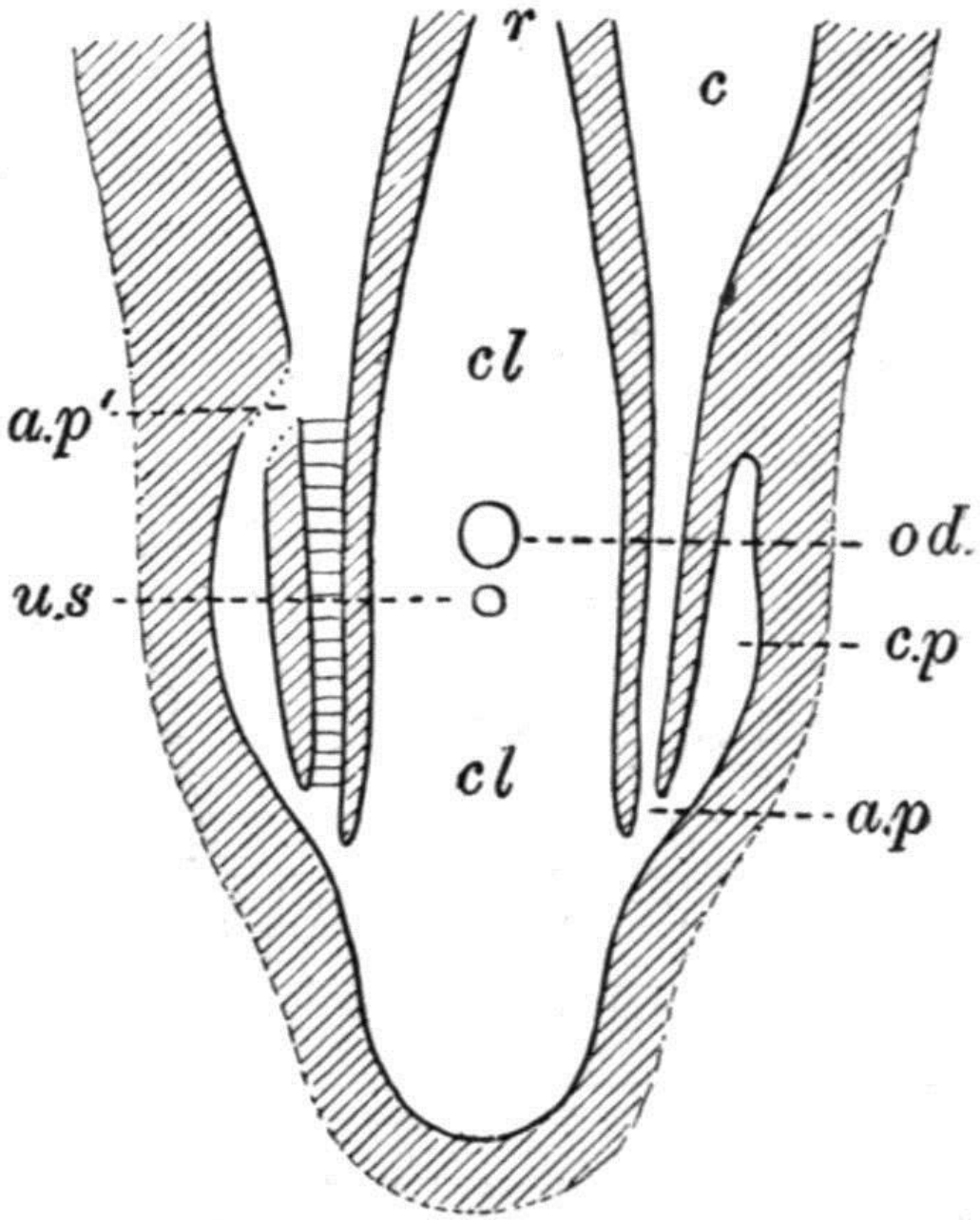
back


s.c
myt.
myc
n
pn.t
np.
a.d
nt
g
a
a.c
v.c
A
s.c
myc
myt
m.b
gl
i.n
n
md
a.d
mnd
o
o.n
a.c
t
v.ef
v.c
mnt
B

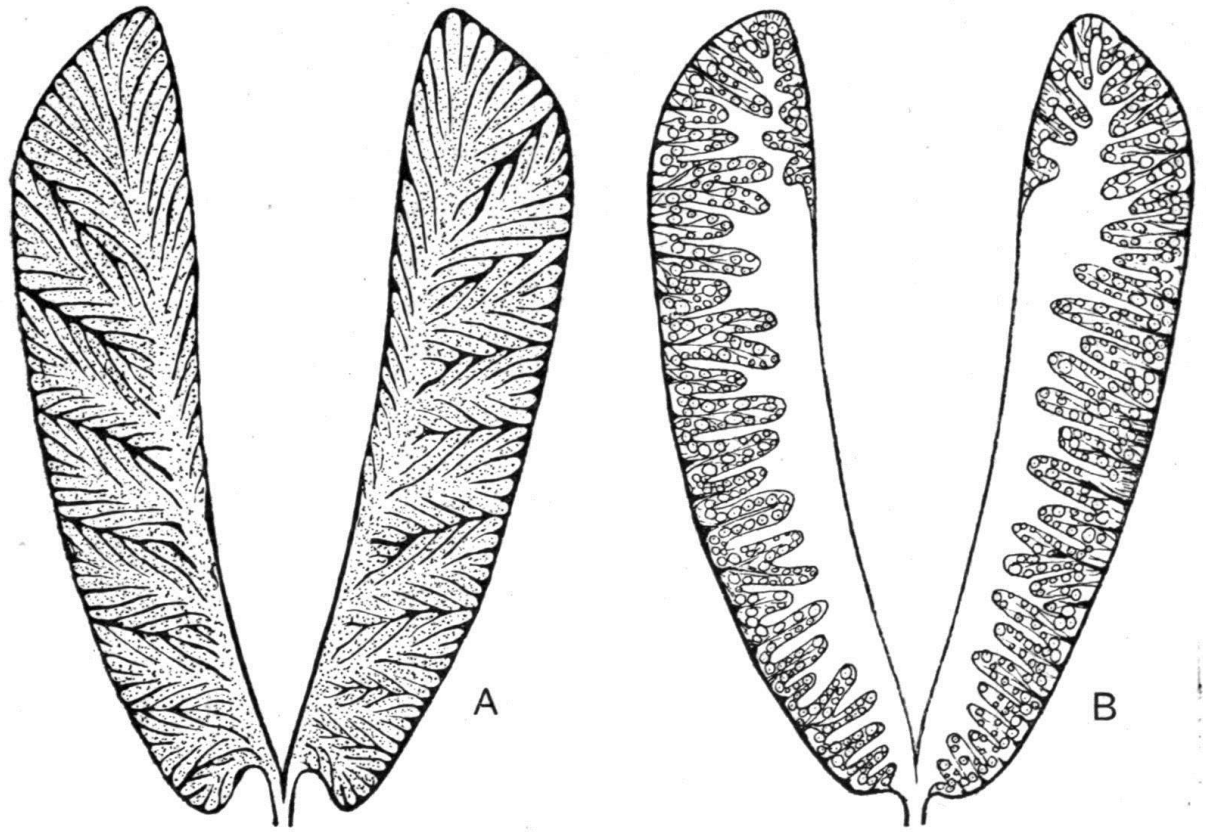
back


A
pn
n
a.d
i
c
B
pn'
a.d
n
g
mn
a.d
m
a
g.p
C
m
n
t
v.ef
c.a
m.d
mn³
mn.d
m
mtn.d.
mn²
v.s
i
s.s
p.a
c
D
ov
mn'
mn²
c.a
m.d
s.g
mn.d
i
u.s
c
p.a
o
E
g
mn
a.d
g.d
a
c.p
F
g
mn.
a.d
p.f
a
p.a
ug.s

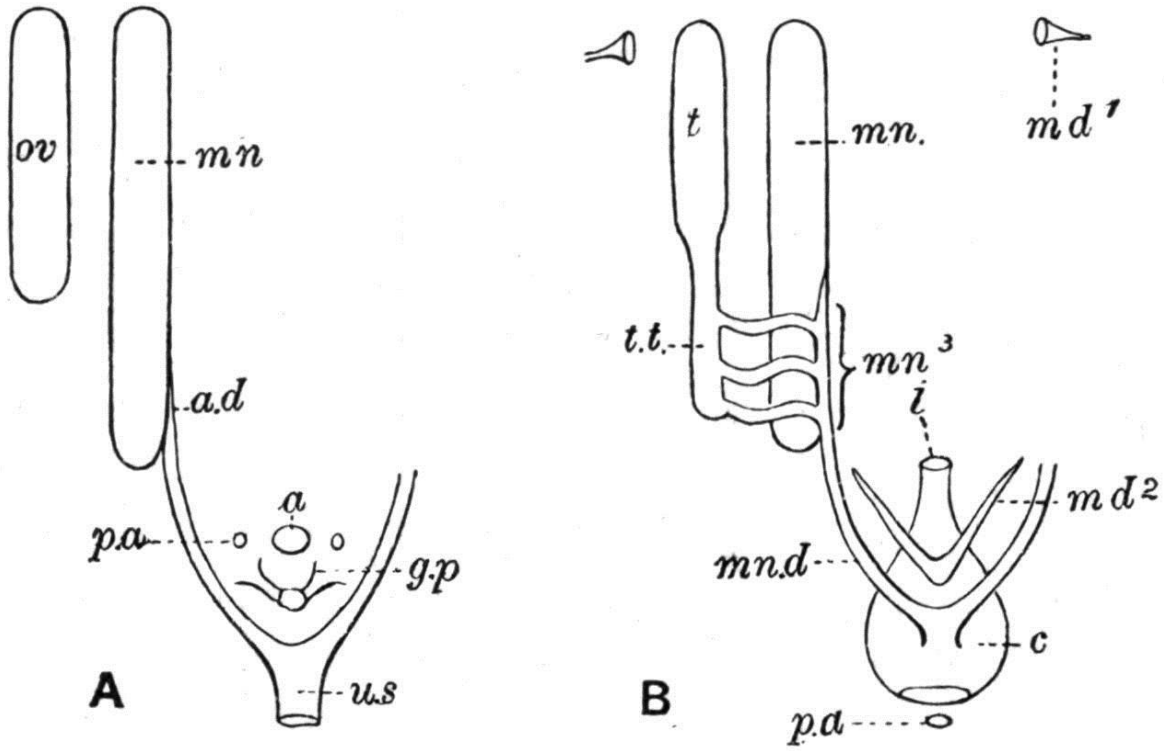
back



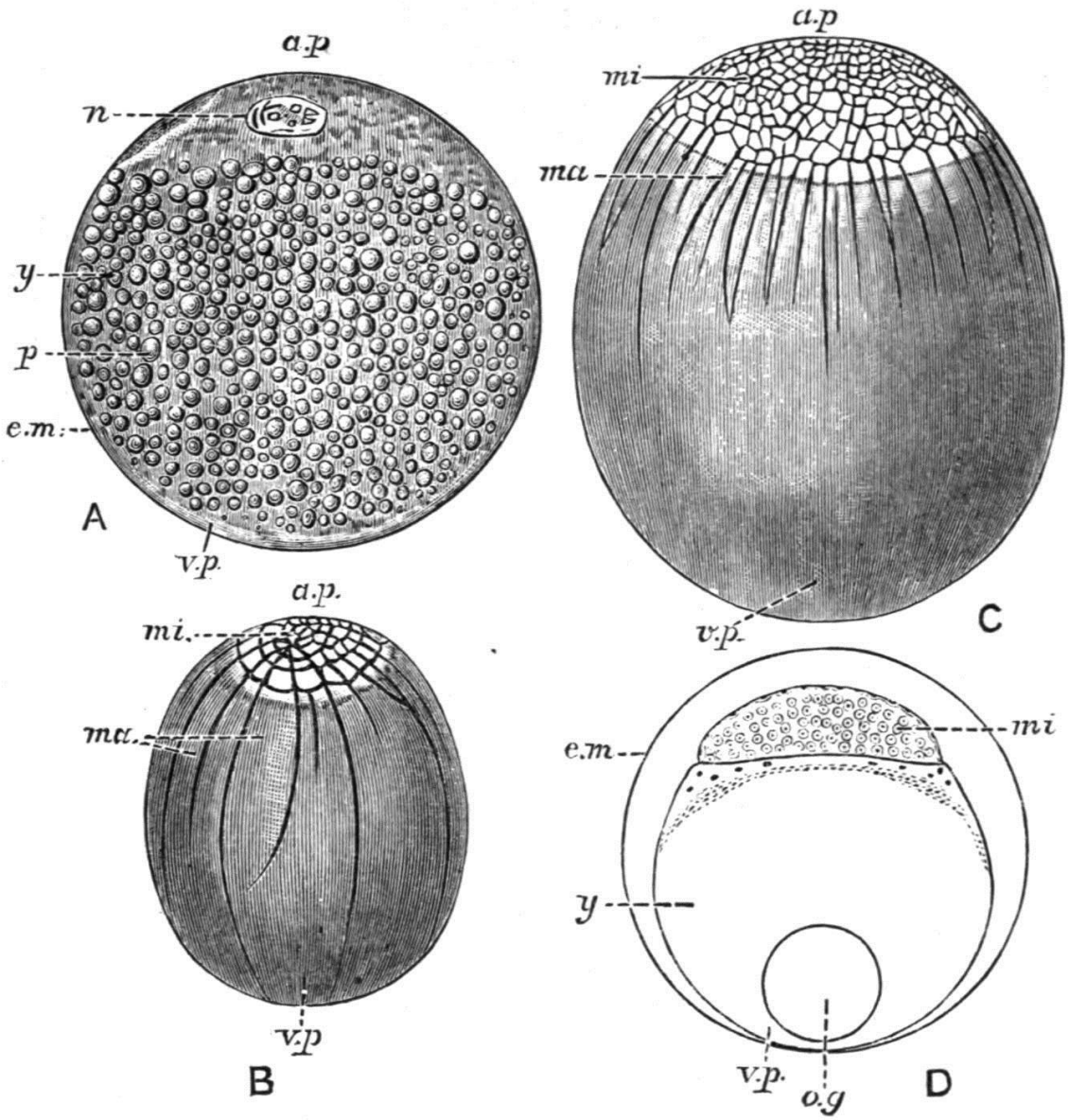
back



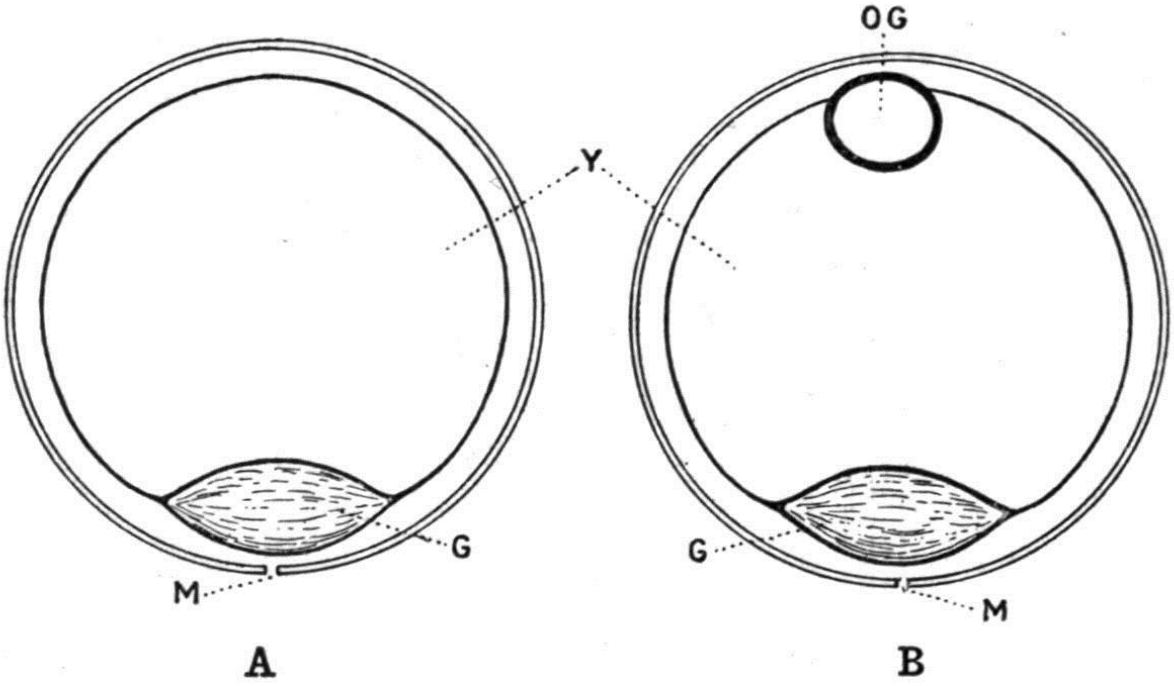
back



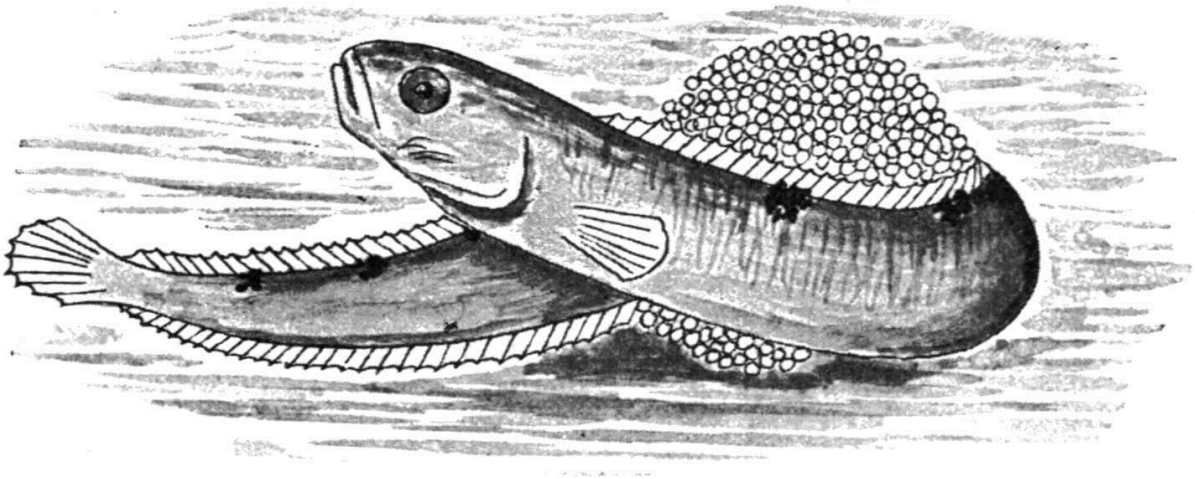
back



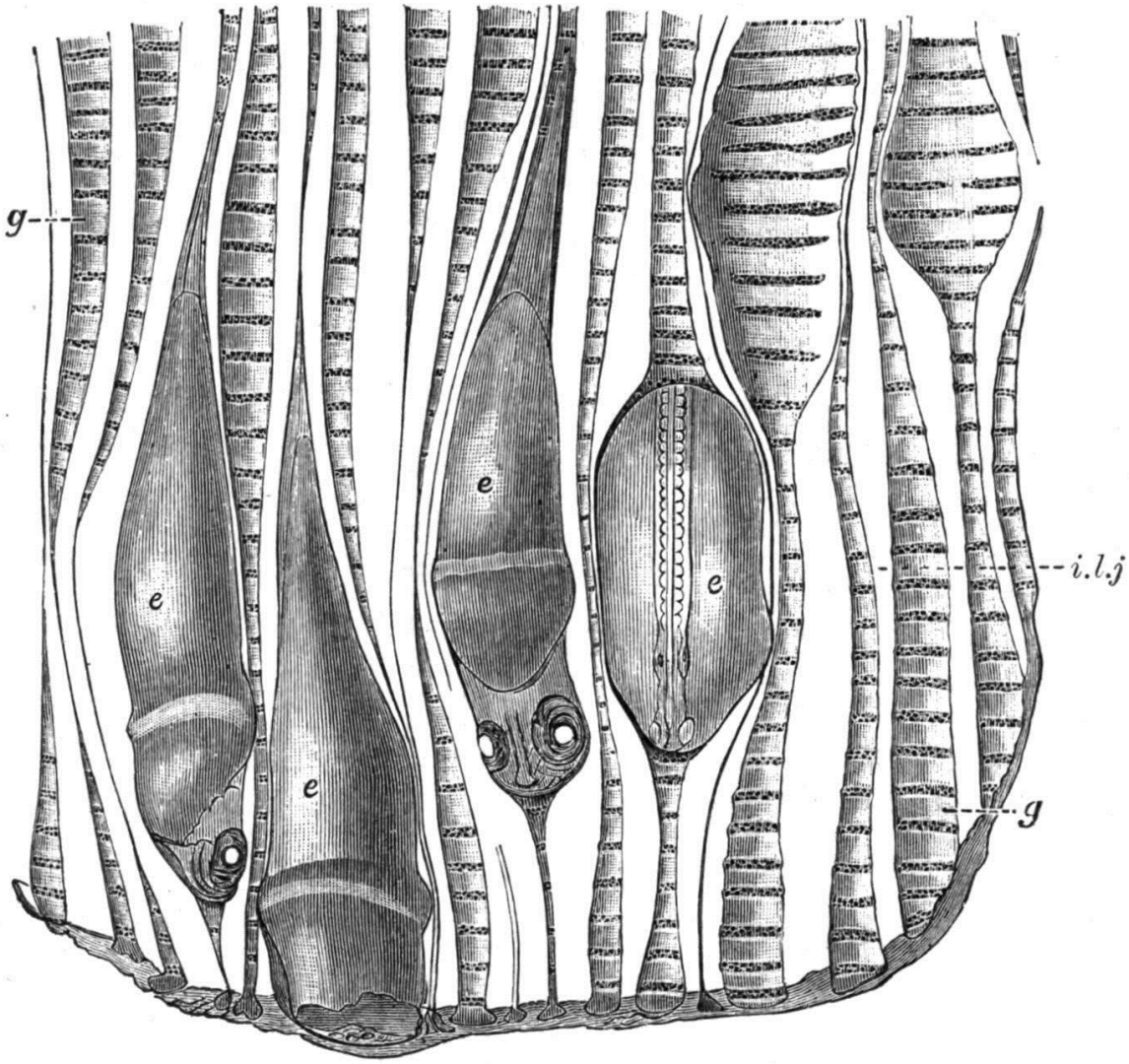
back



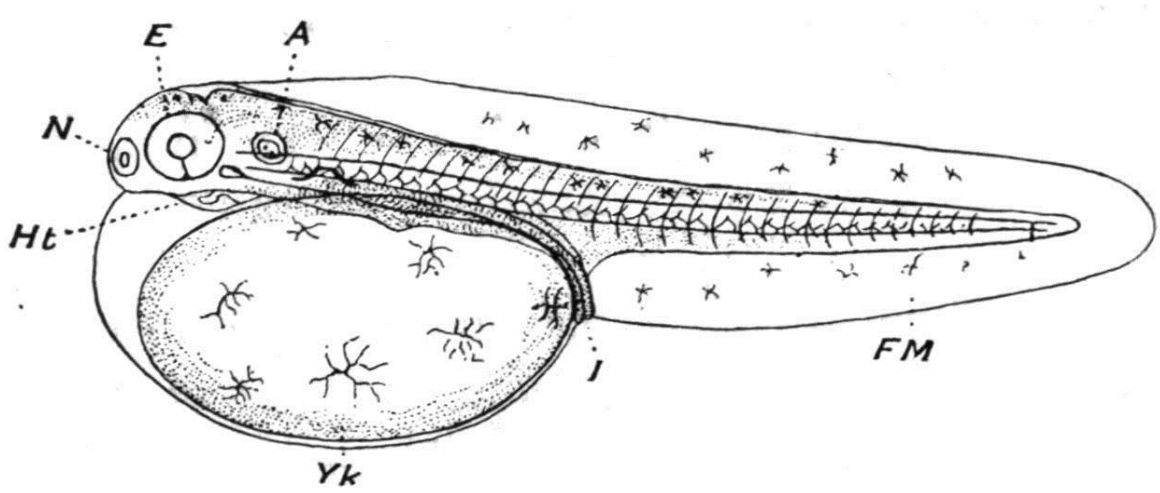
back



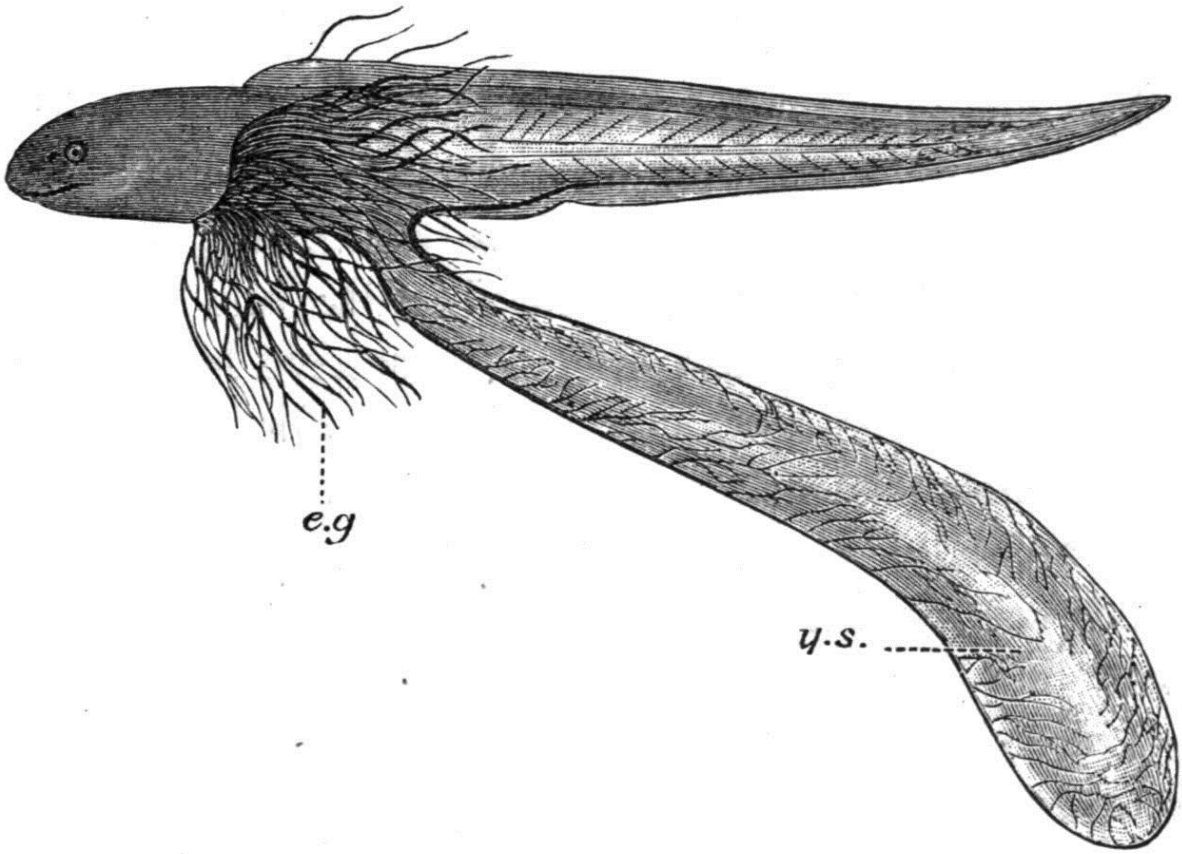
back



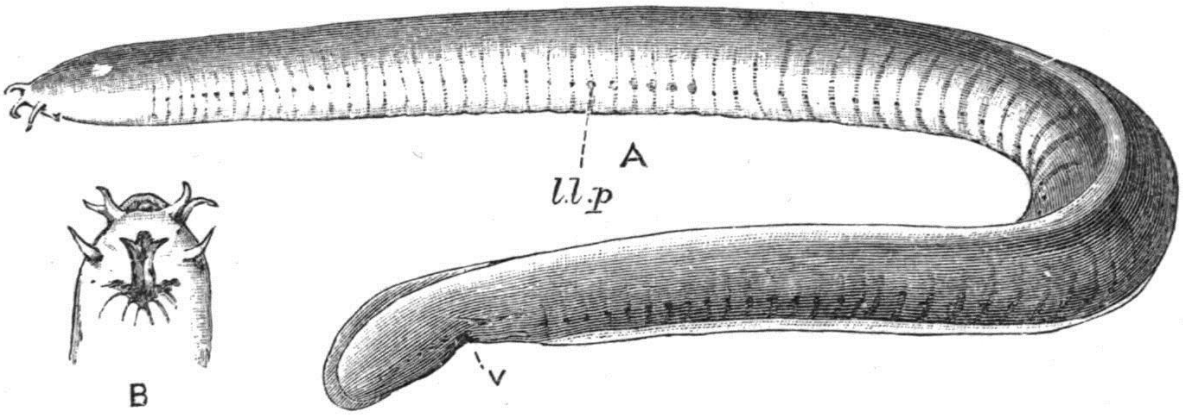
back



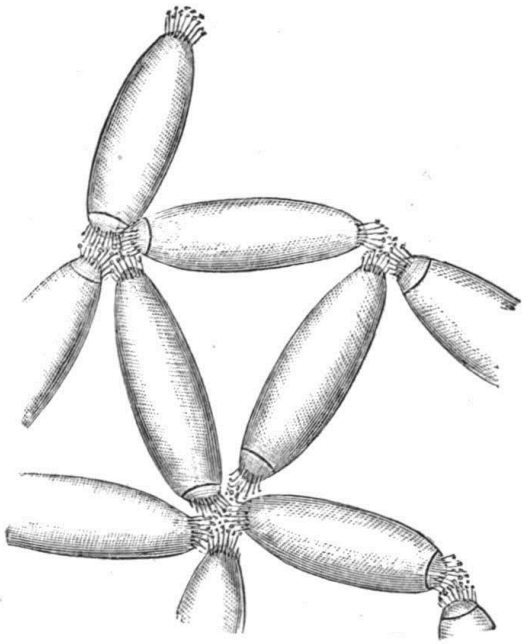
back



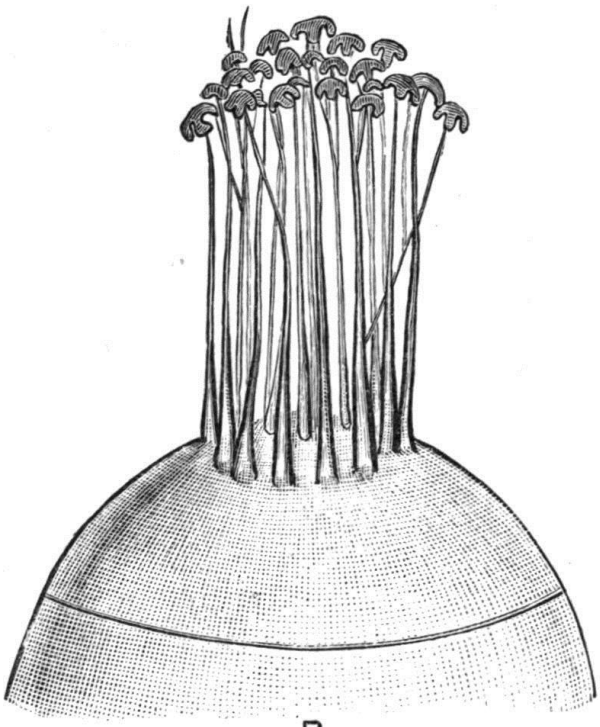
back



back

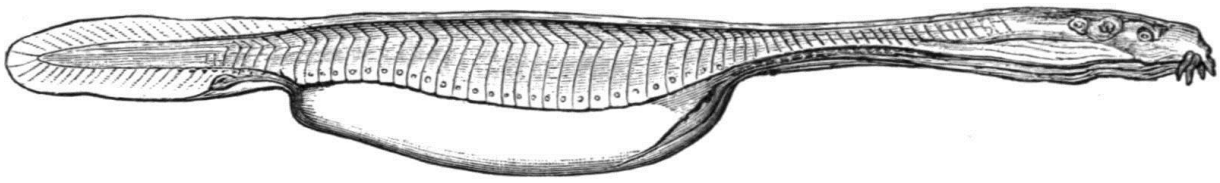


A

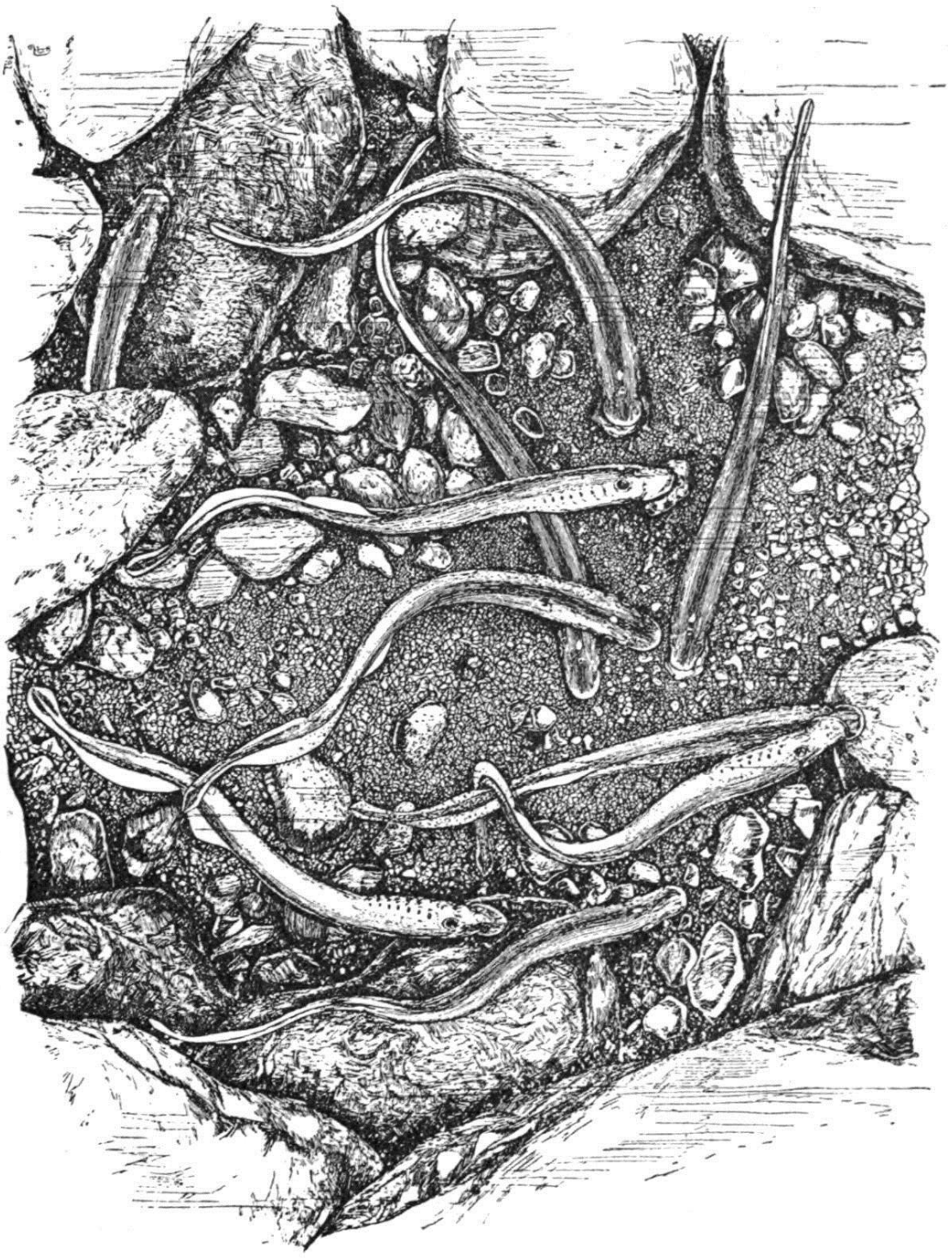


B

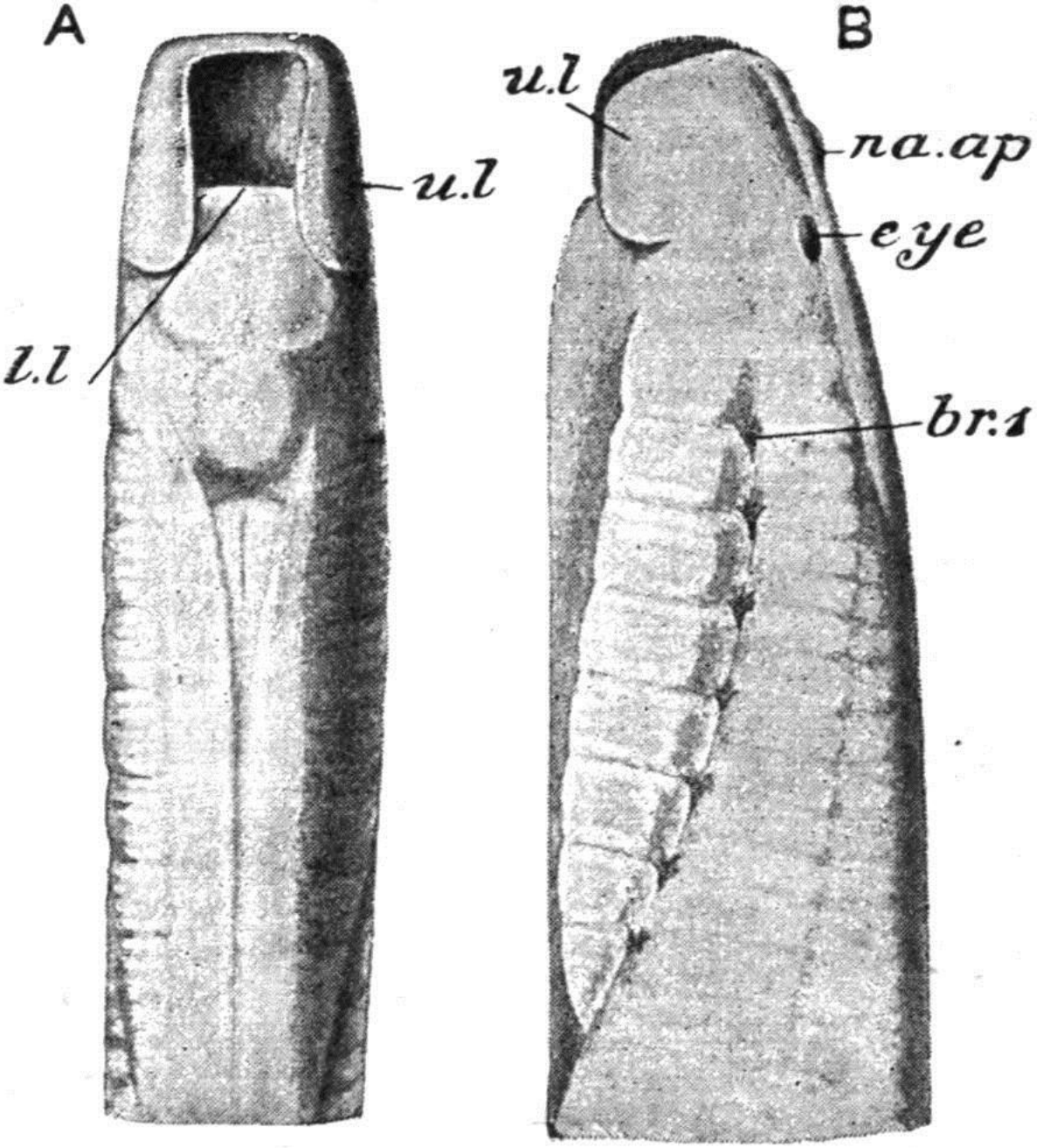
back



back

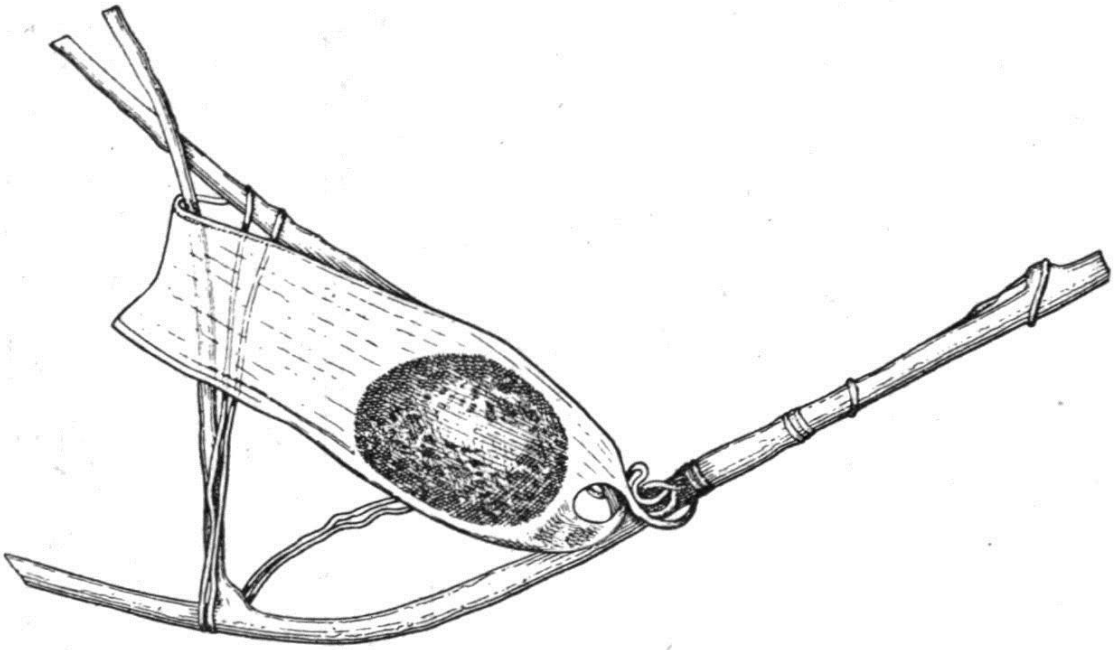


back

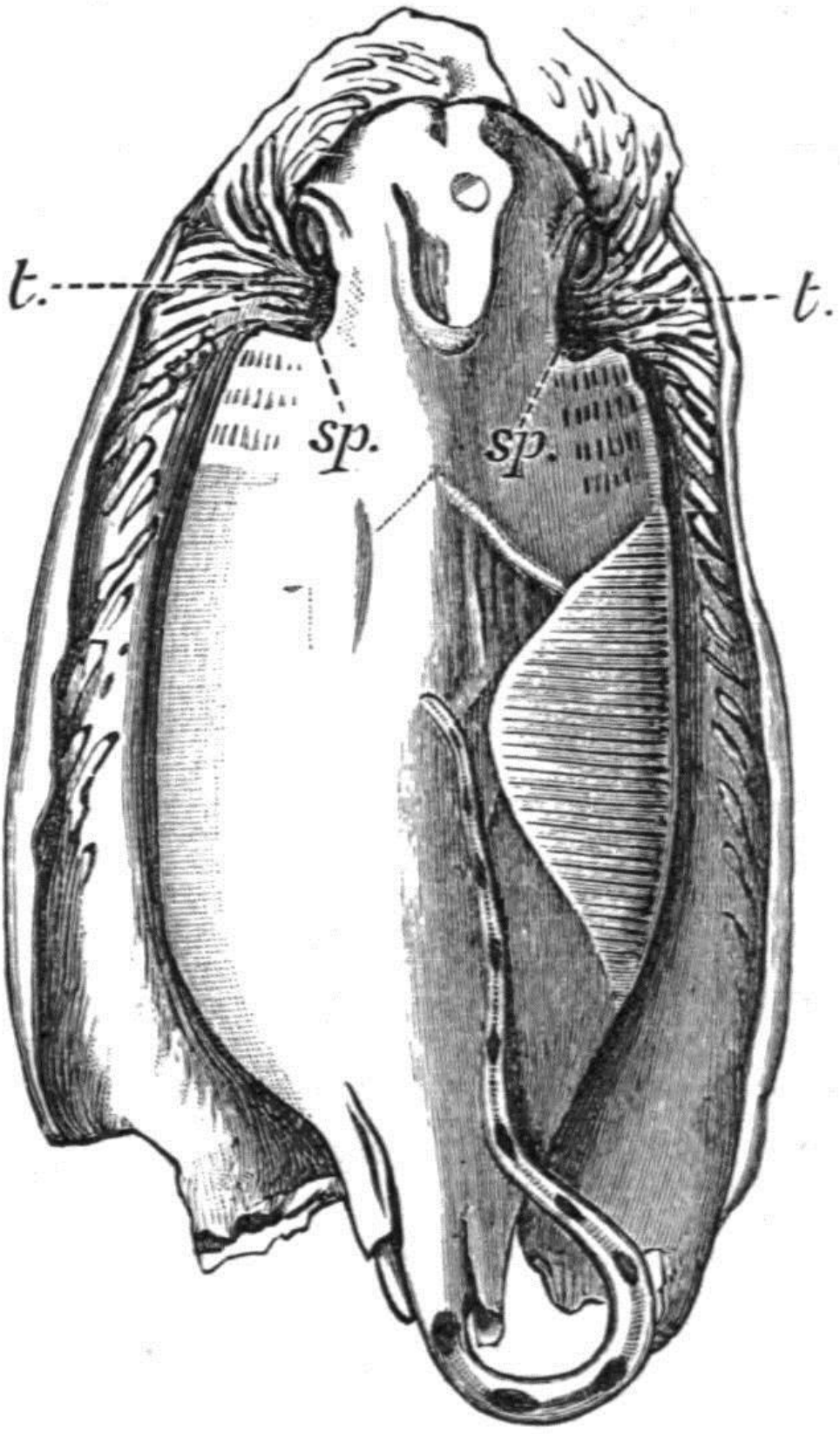


back

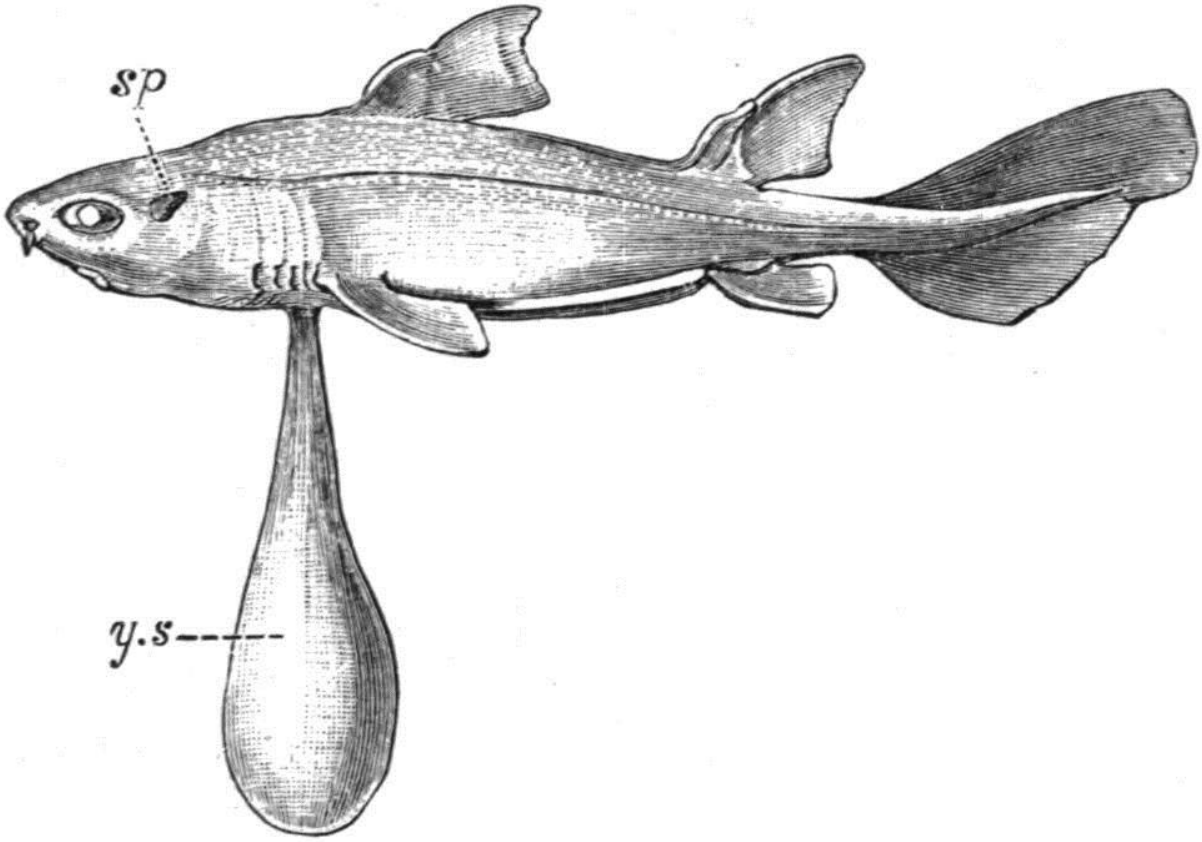
back



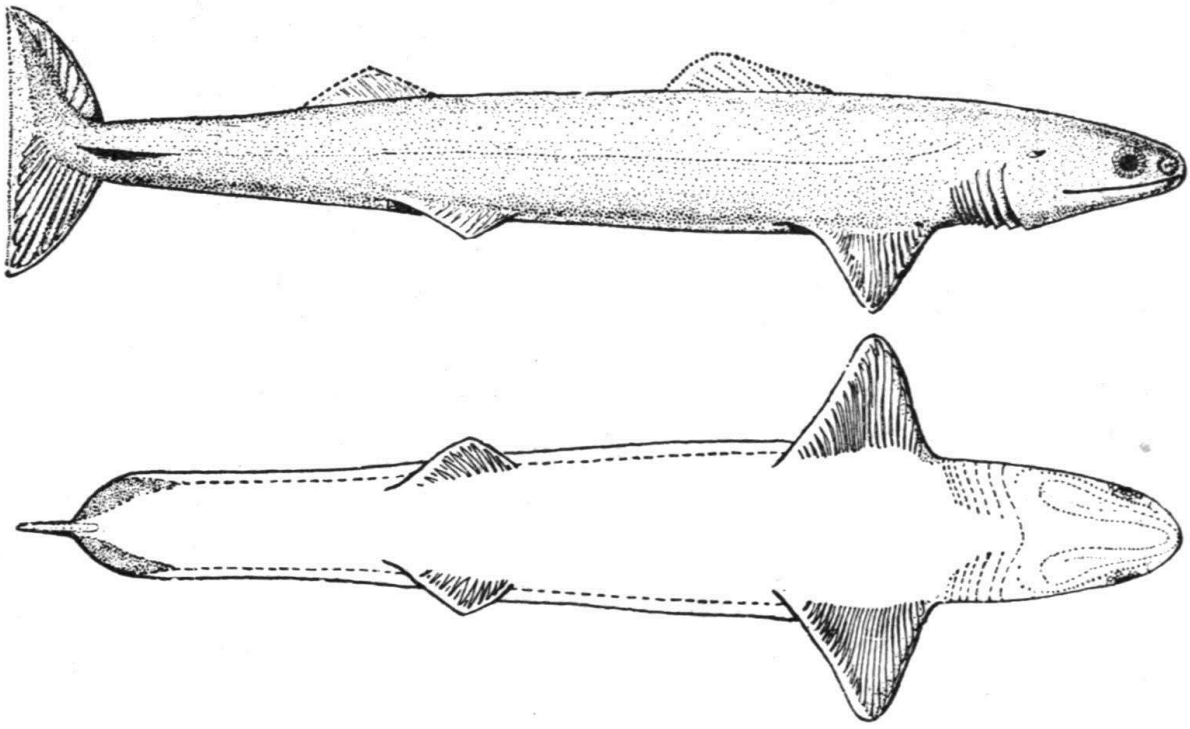
back



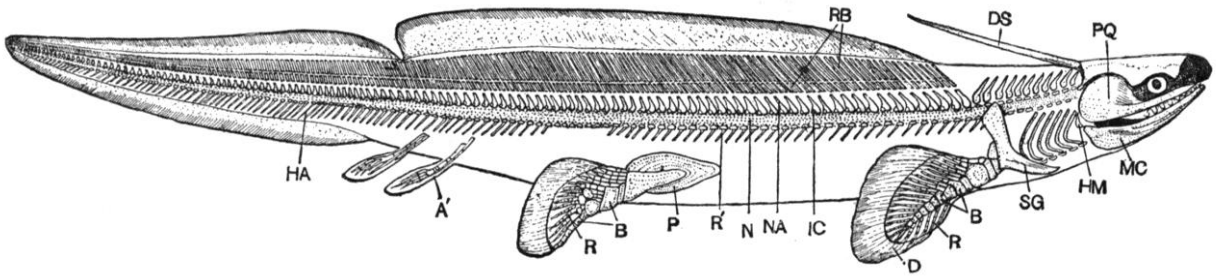
back



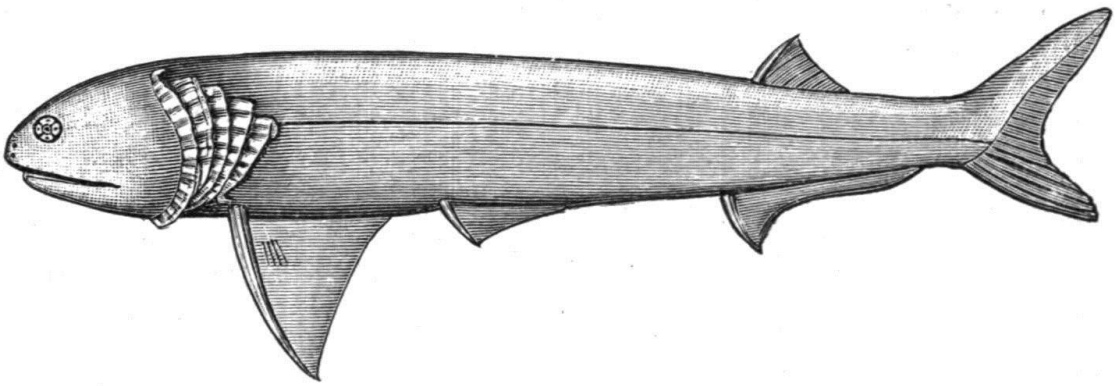
back



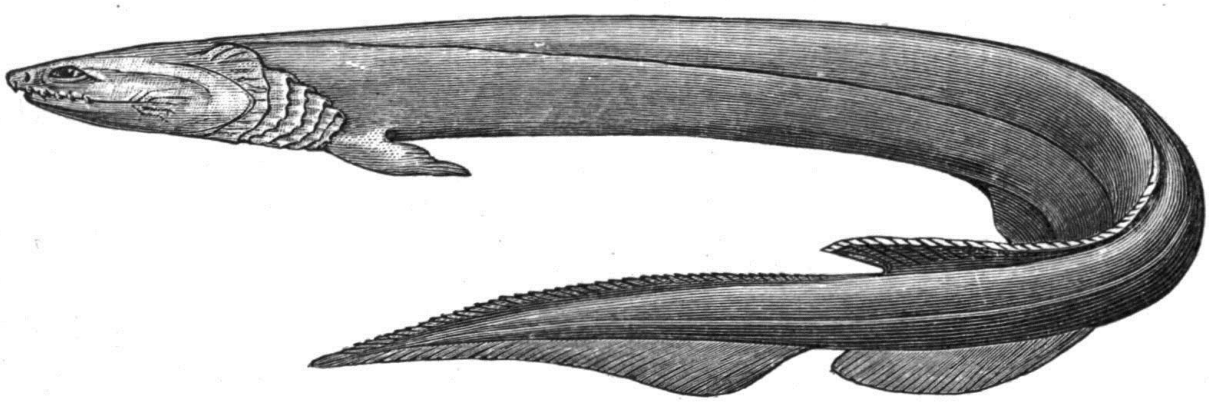
back



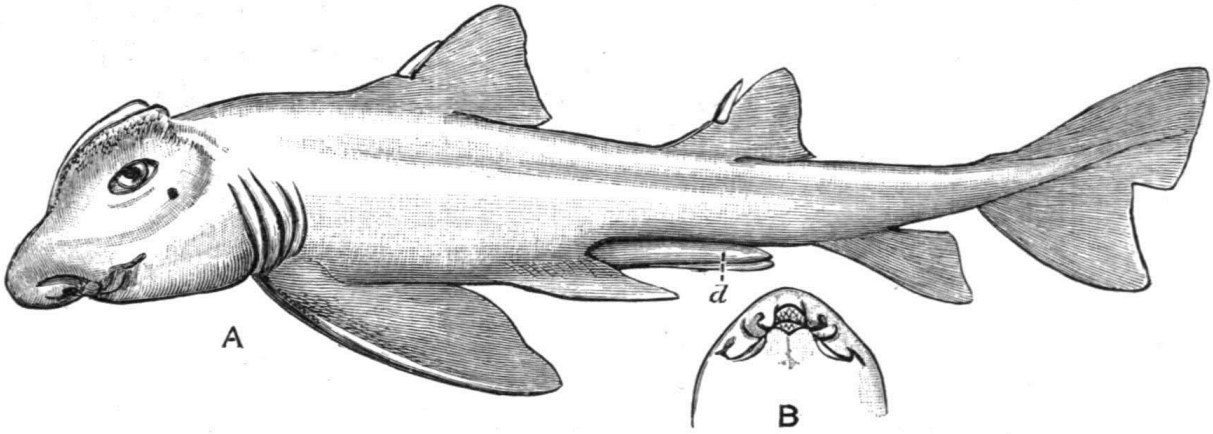
back



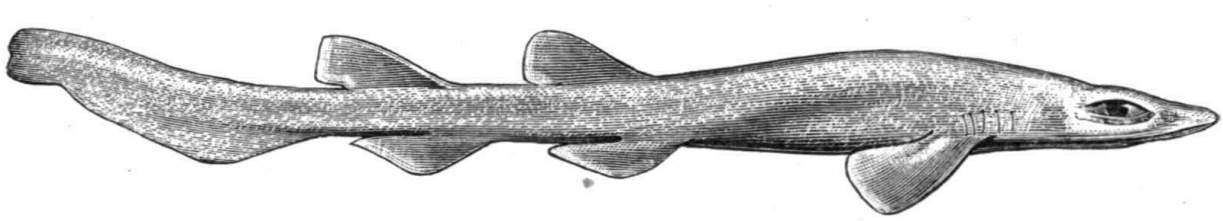
back



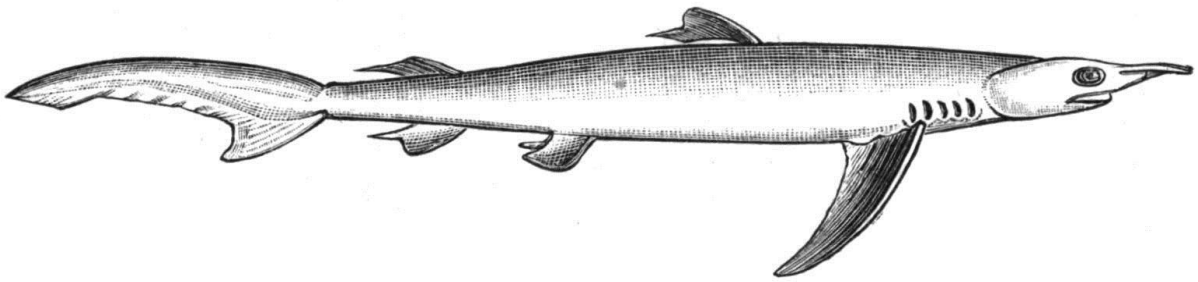
back



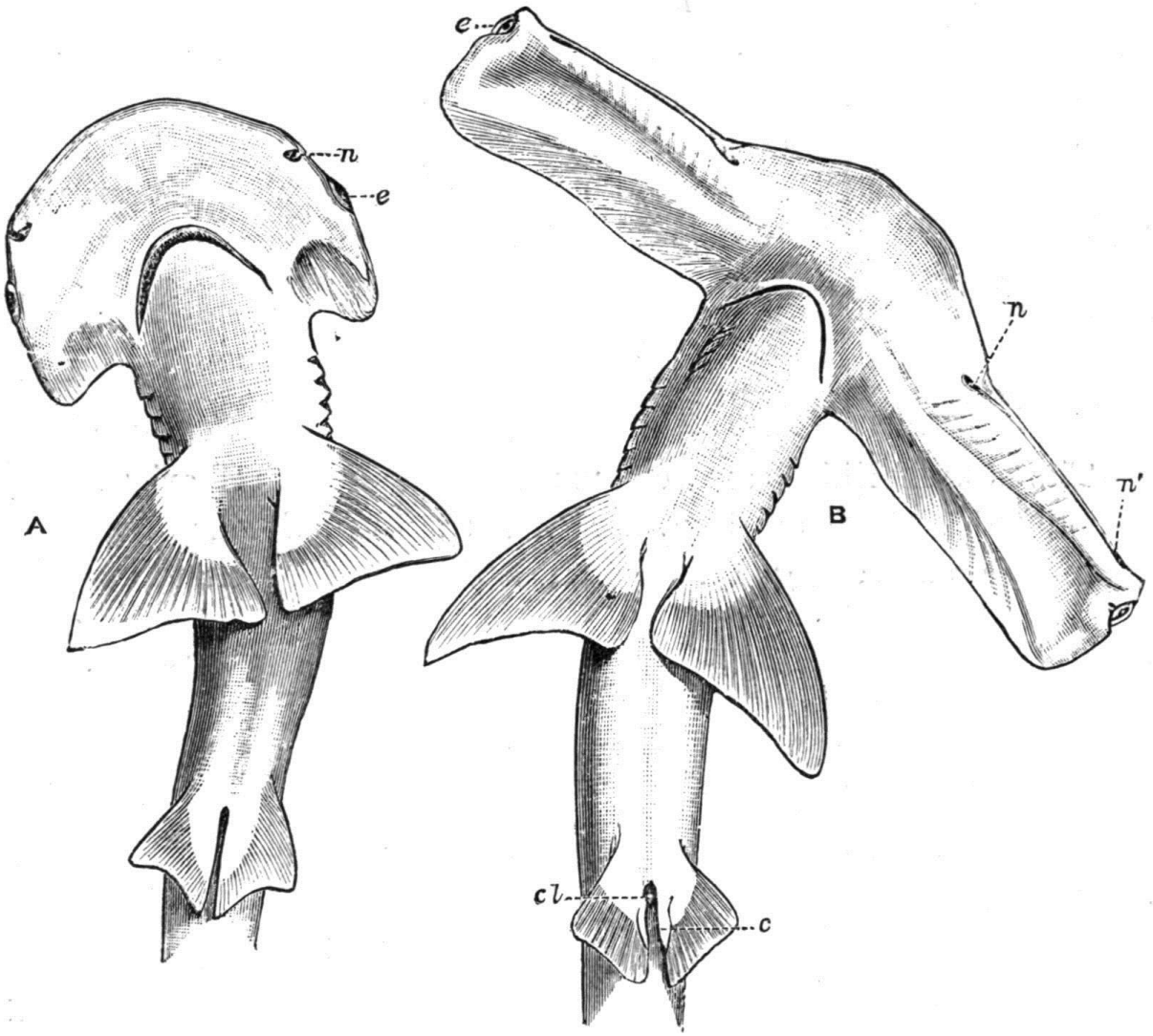
back



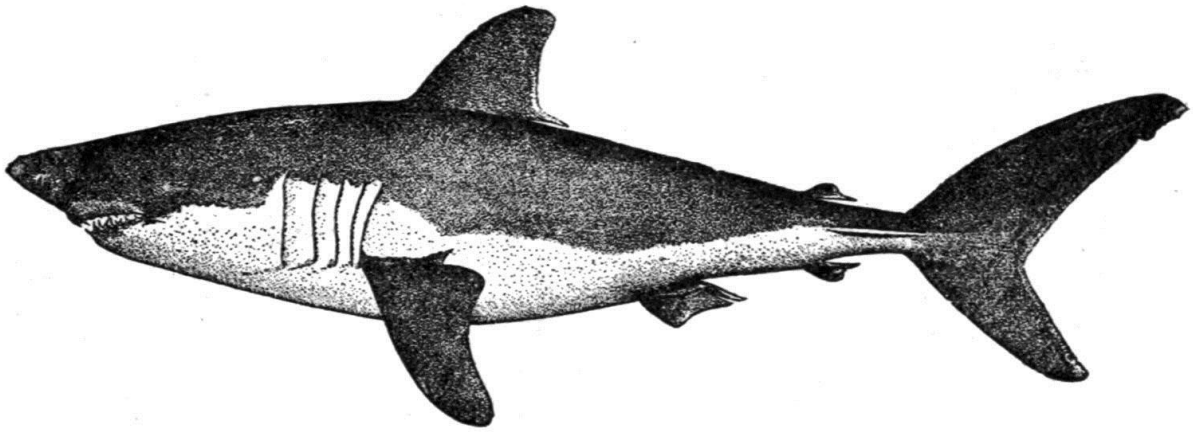
back



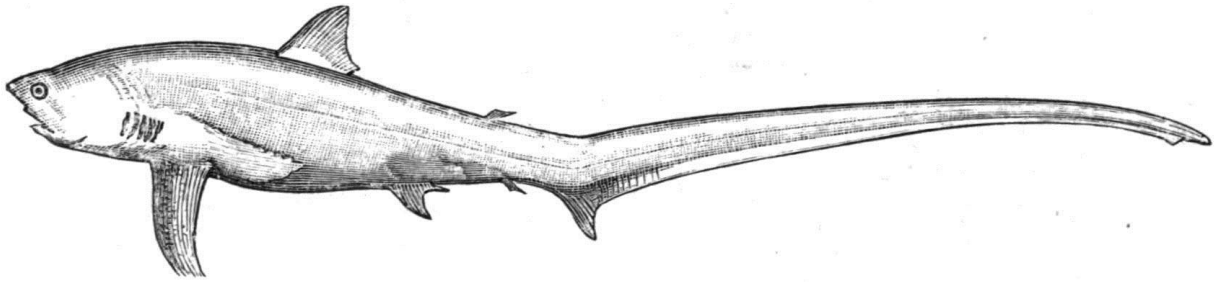
back



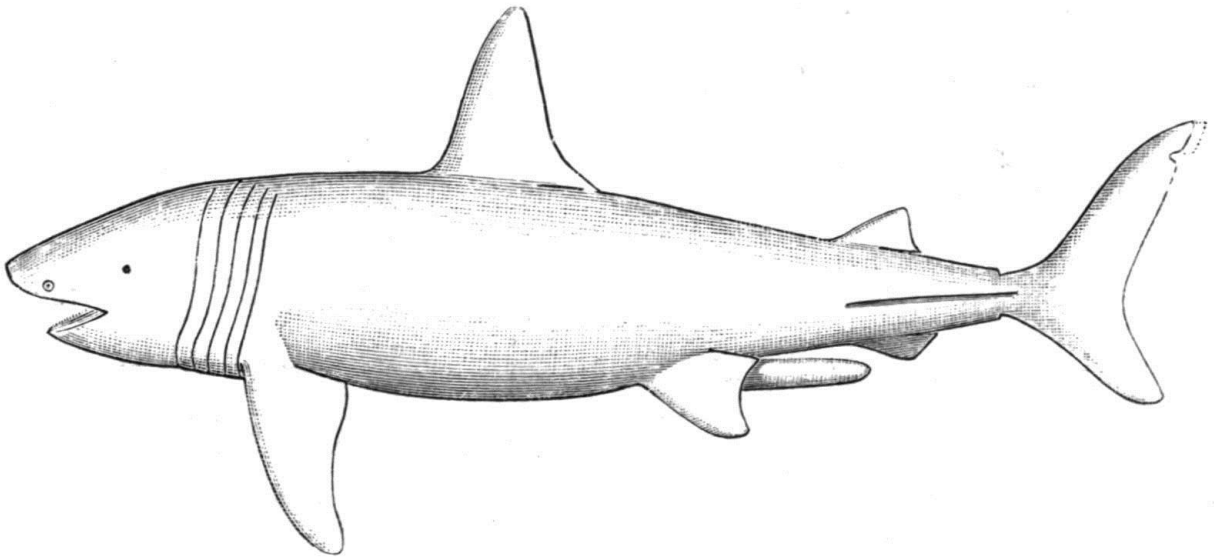
back



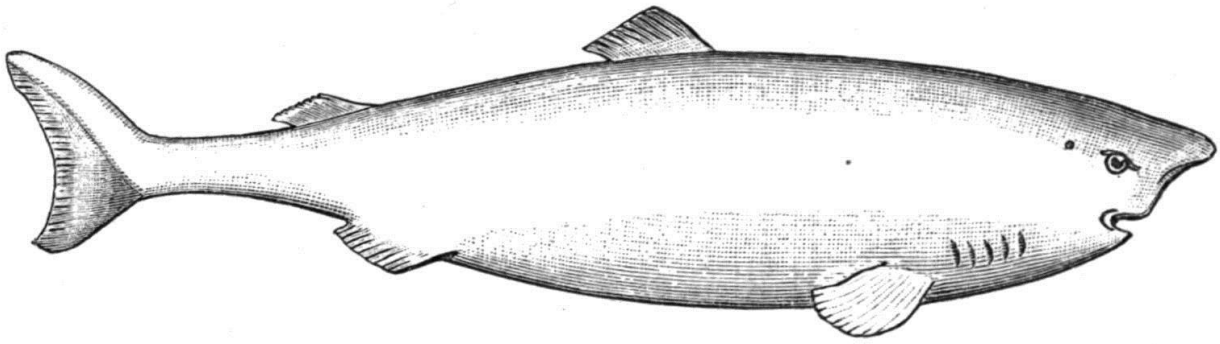
back



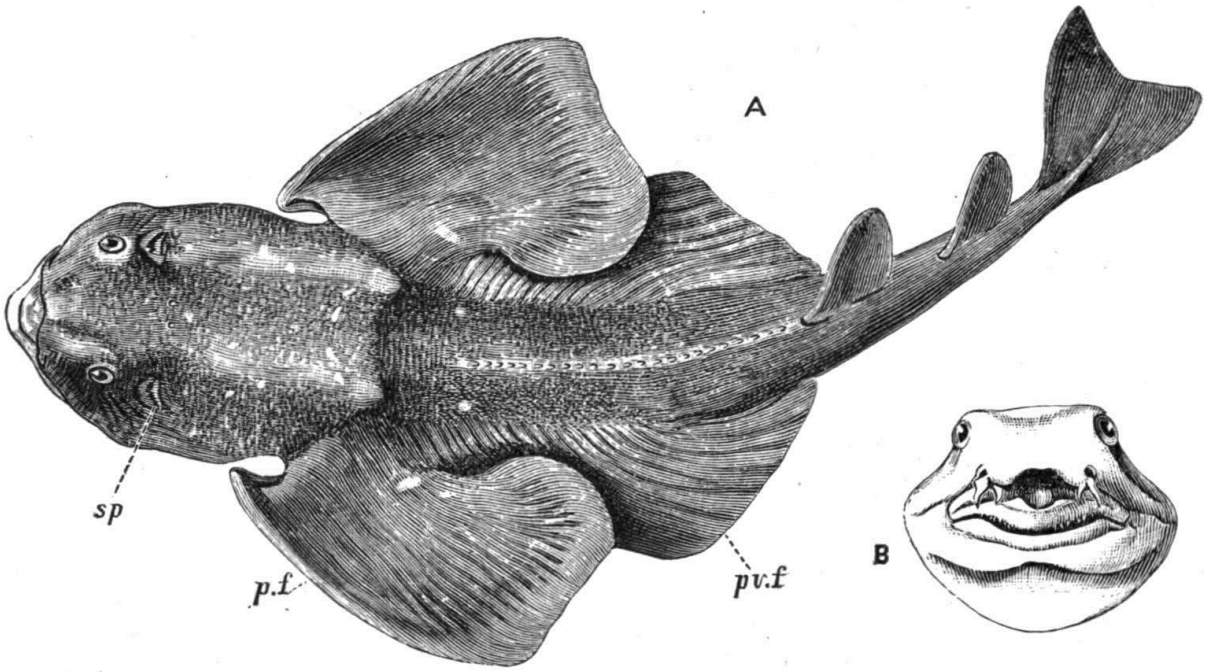
back



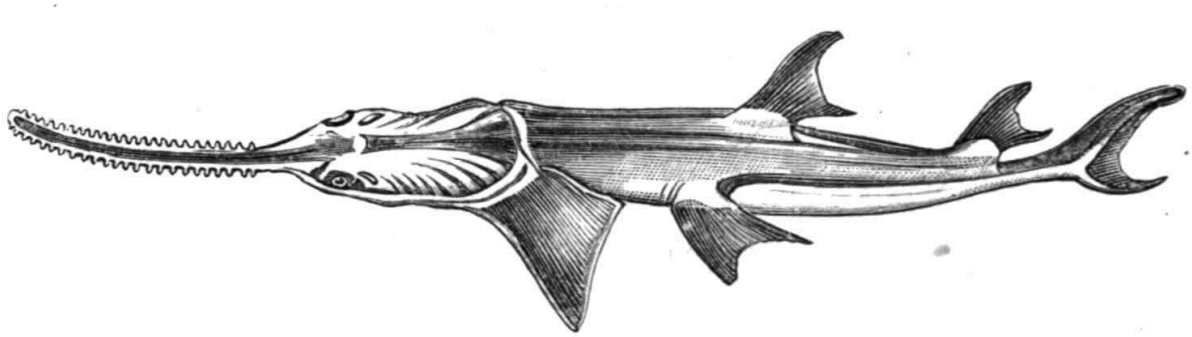
back



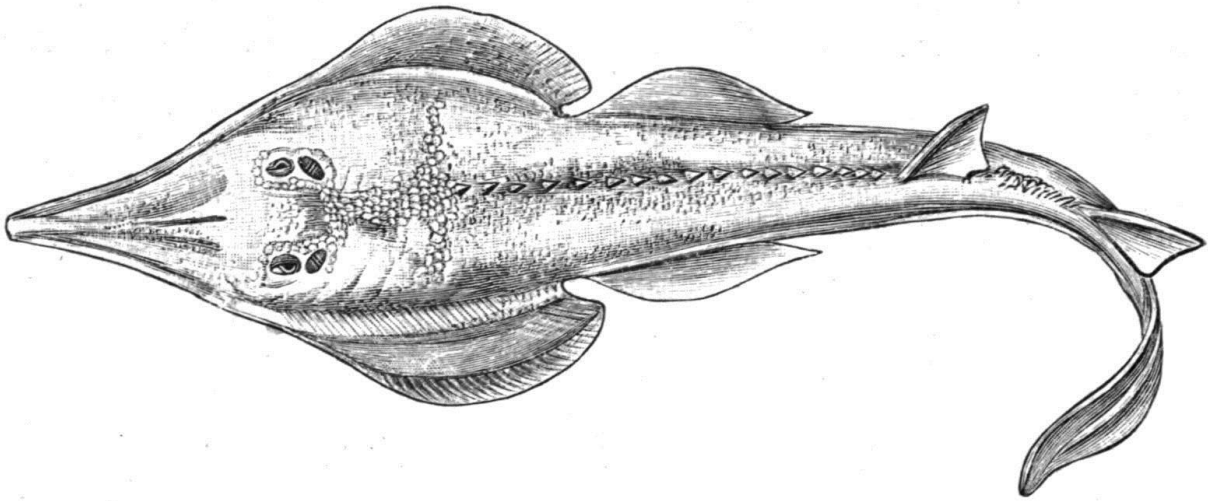
back



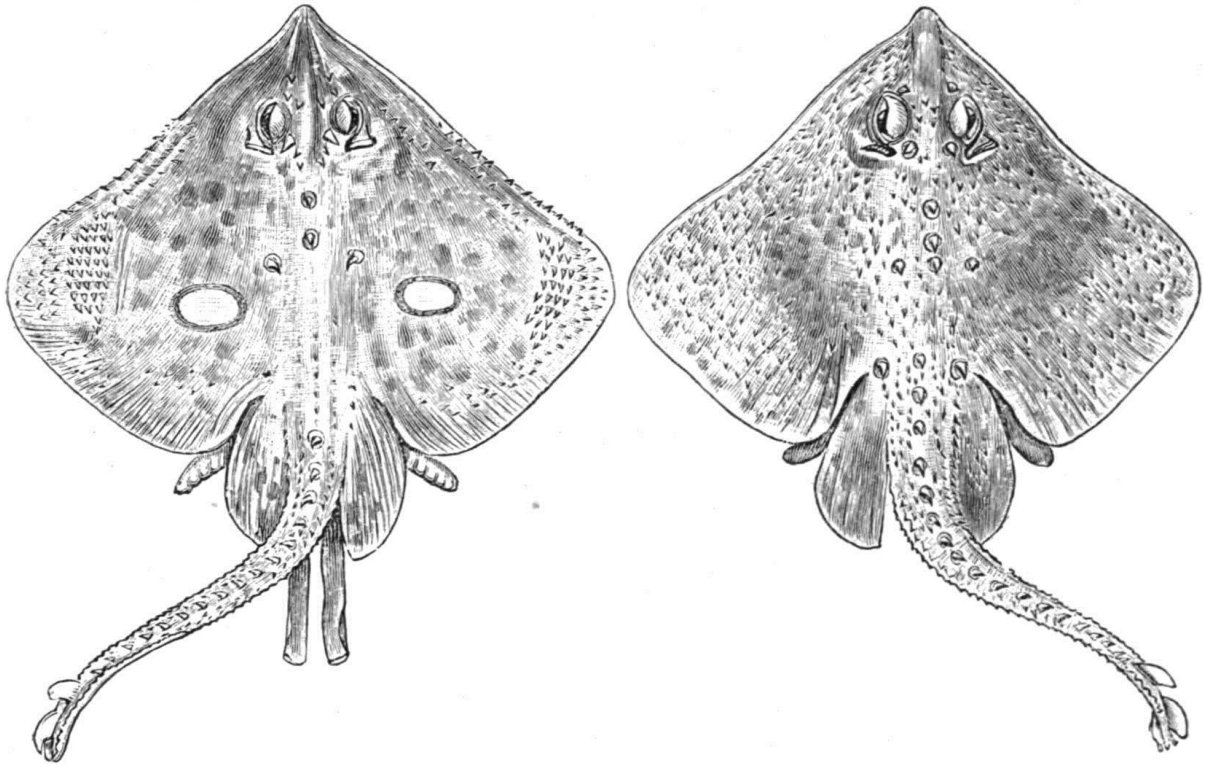
back



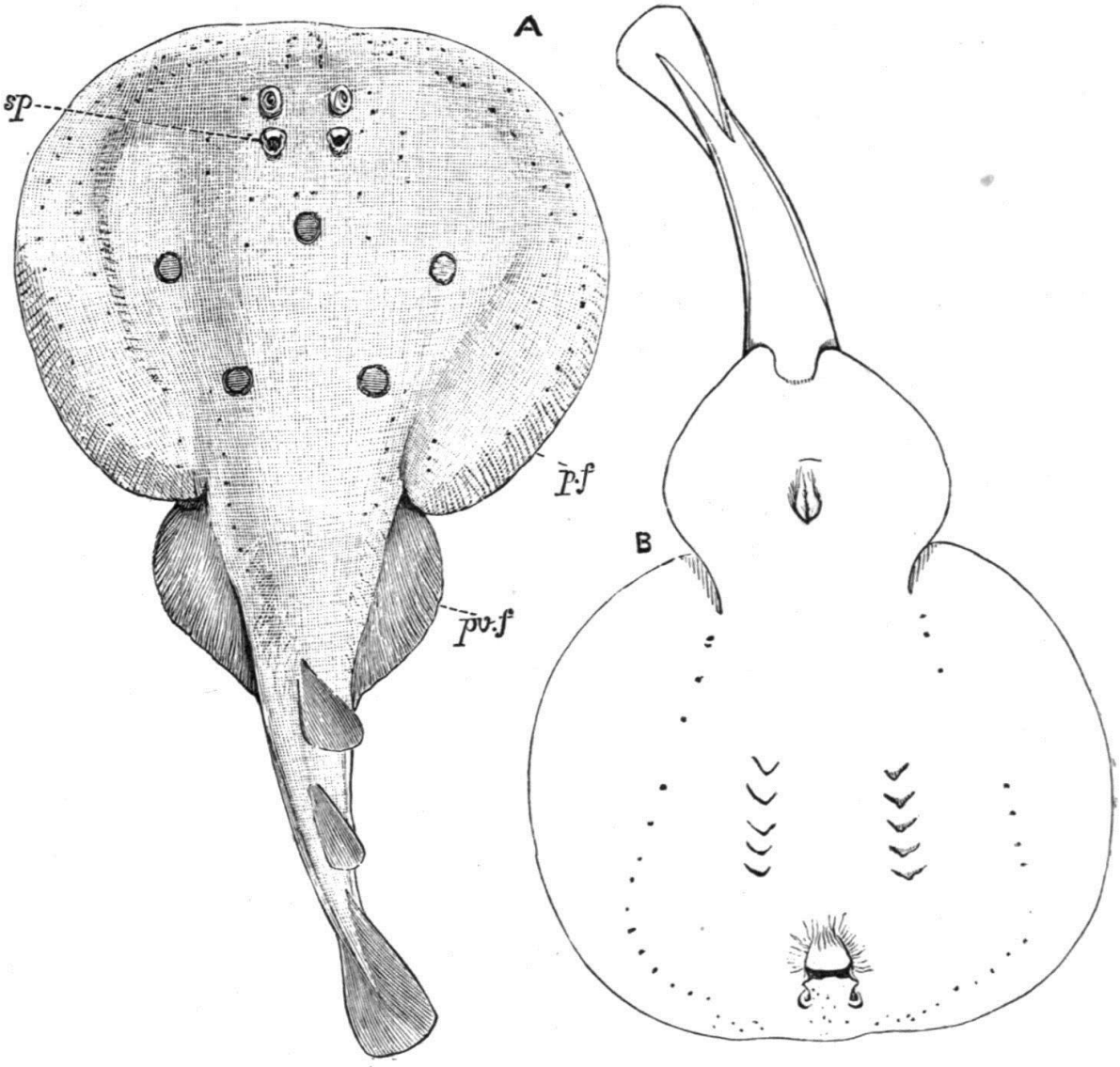
back



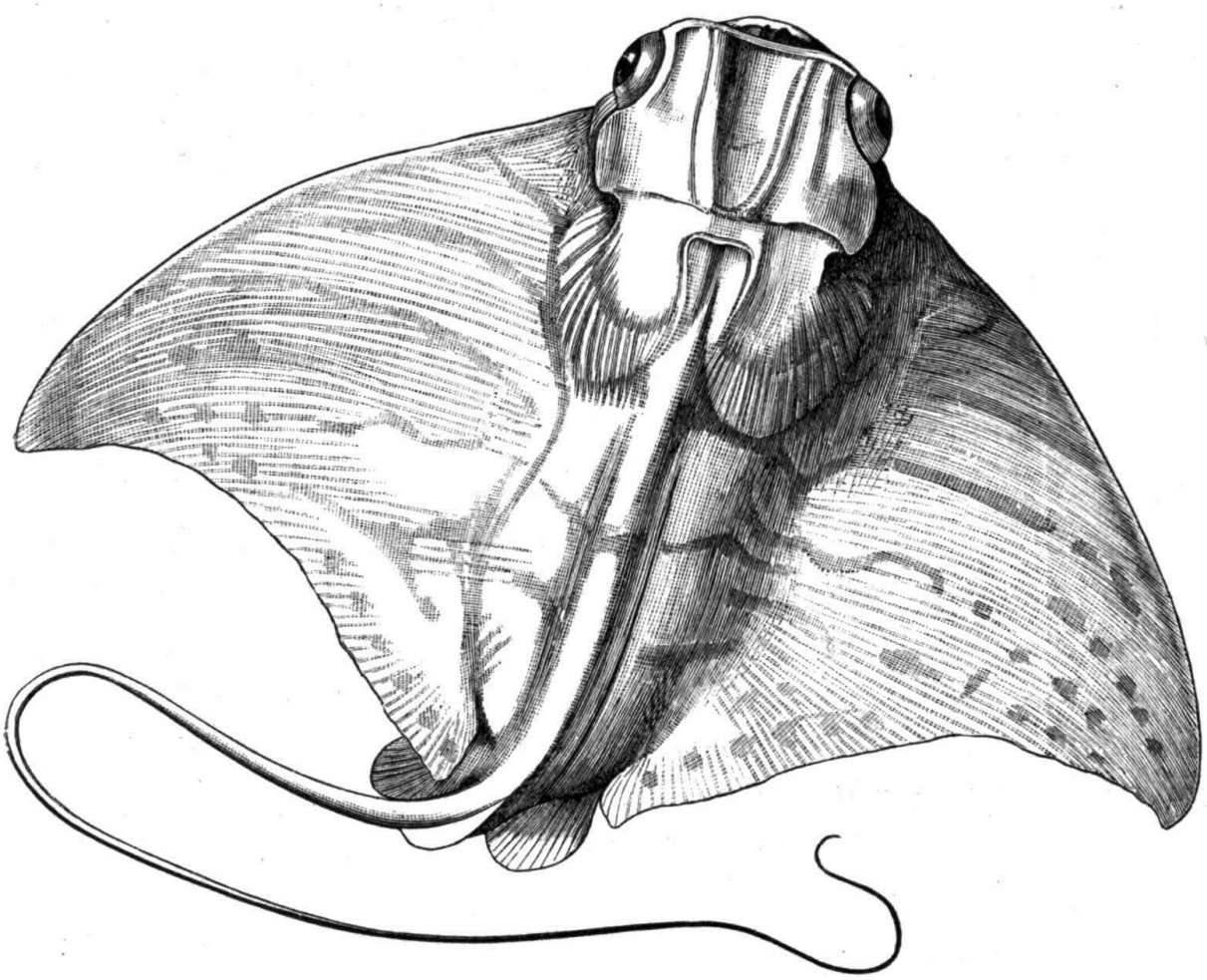
back



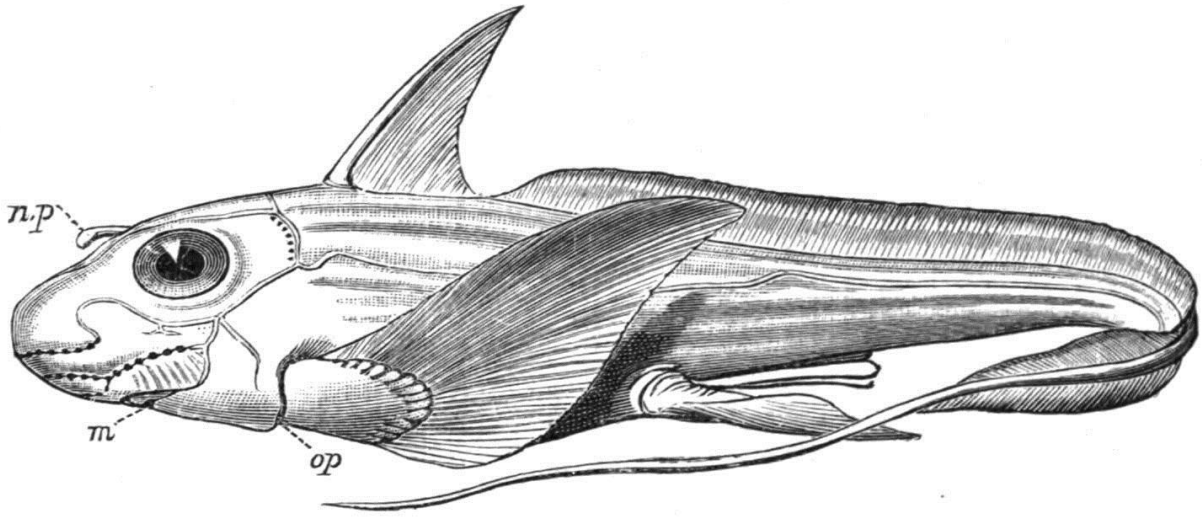
back



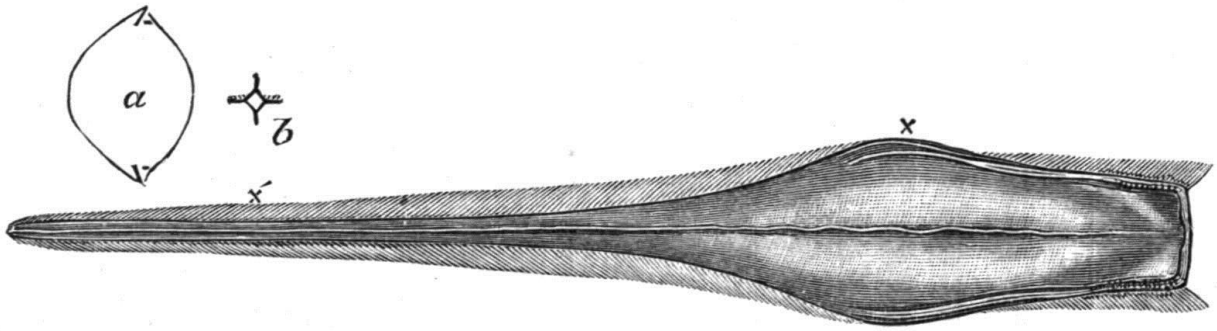
back



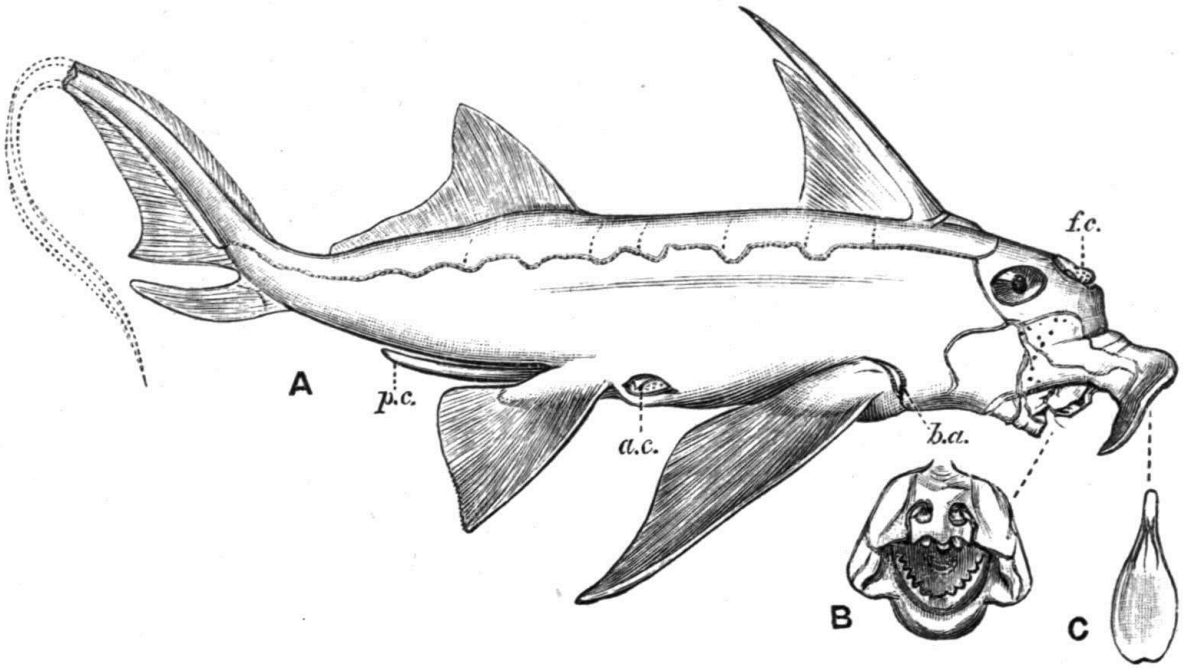
back



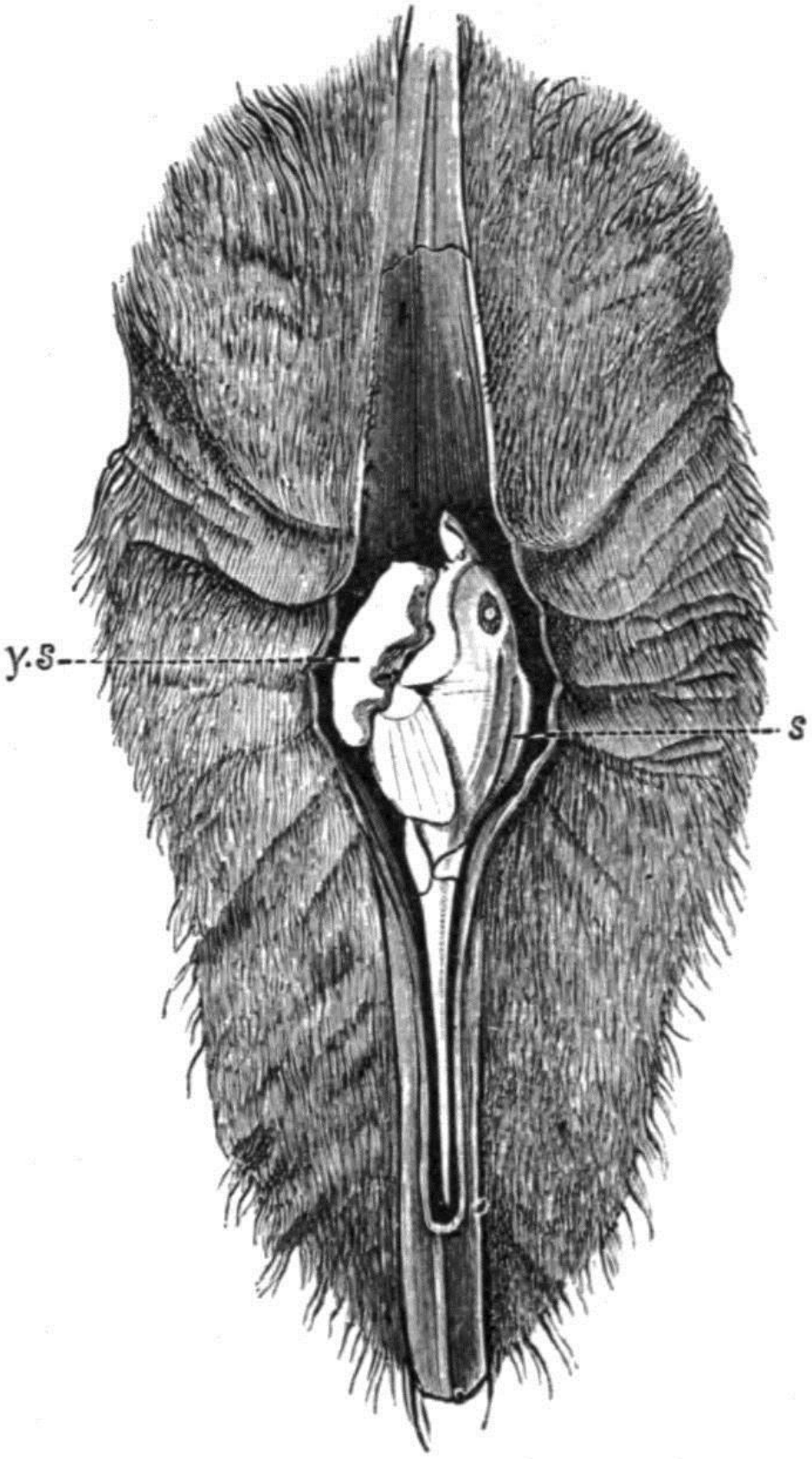
back



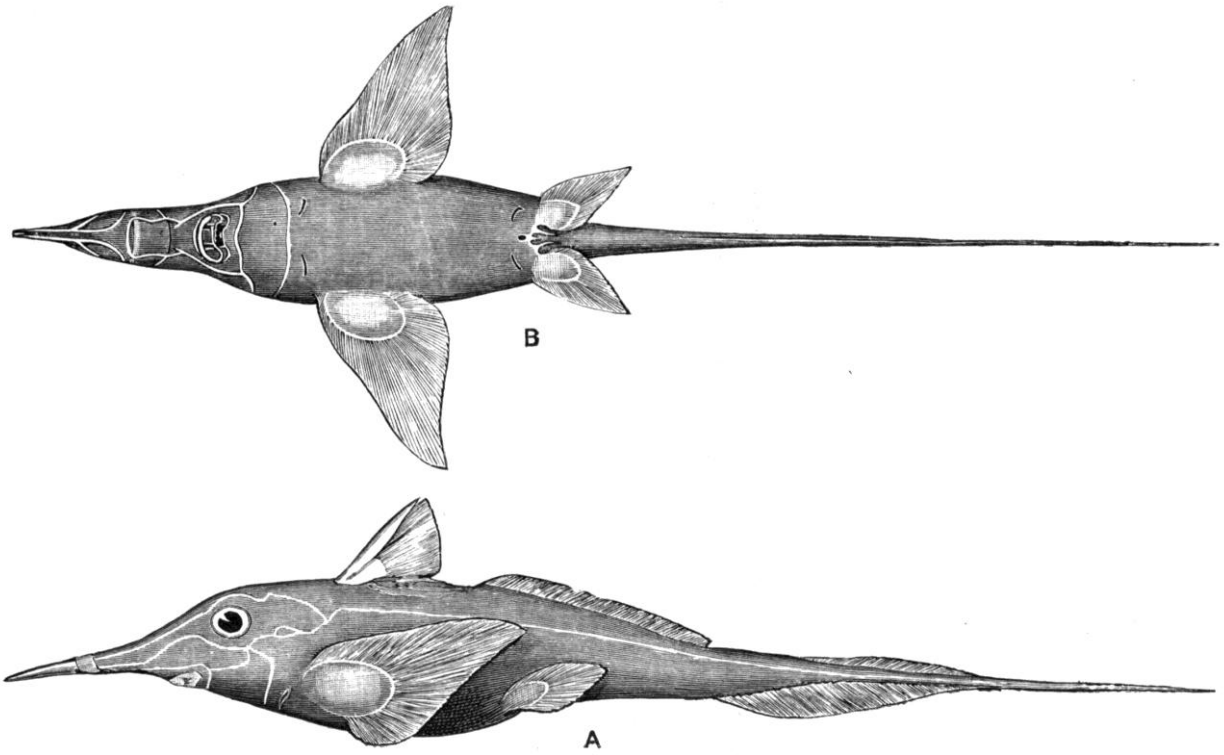
back



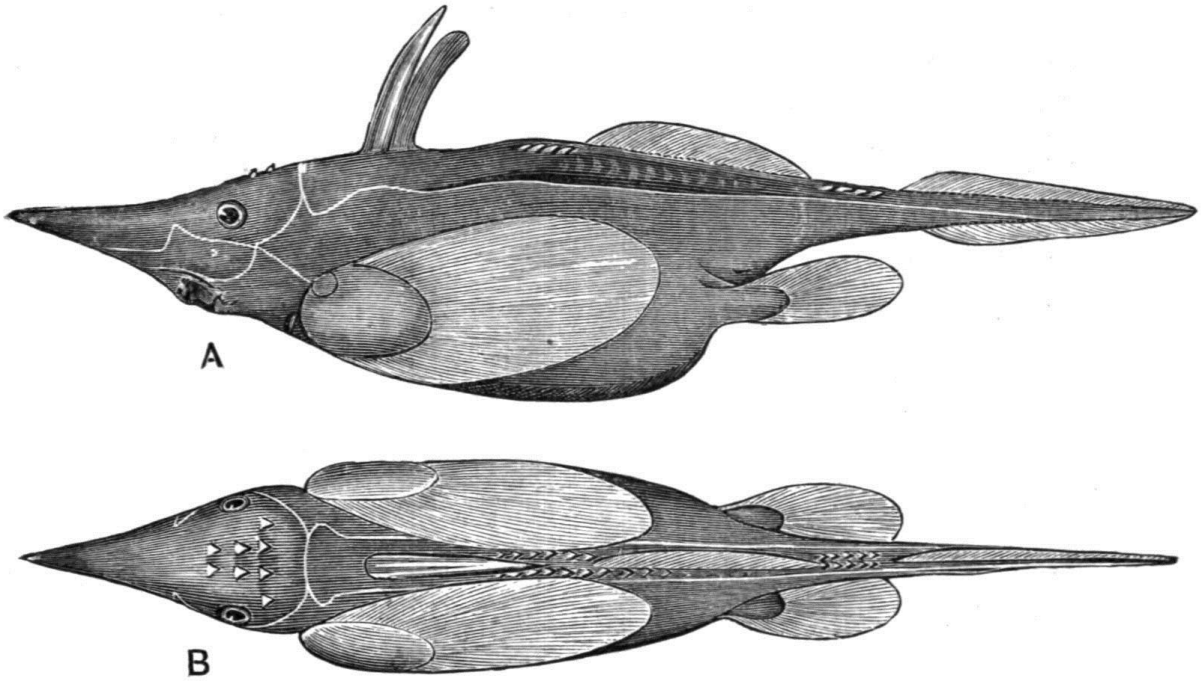
back



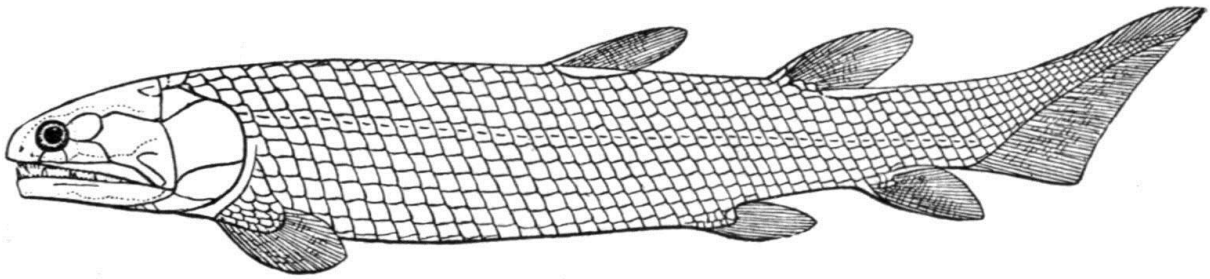
back



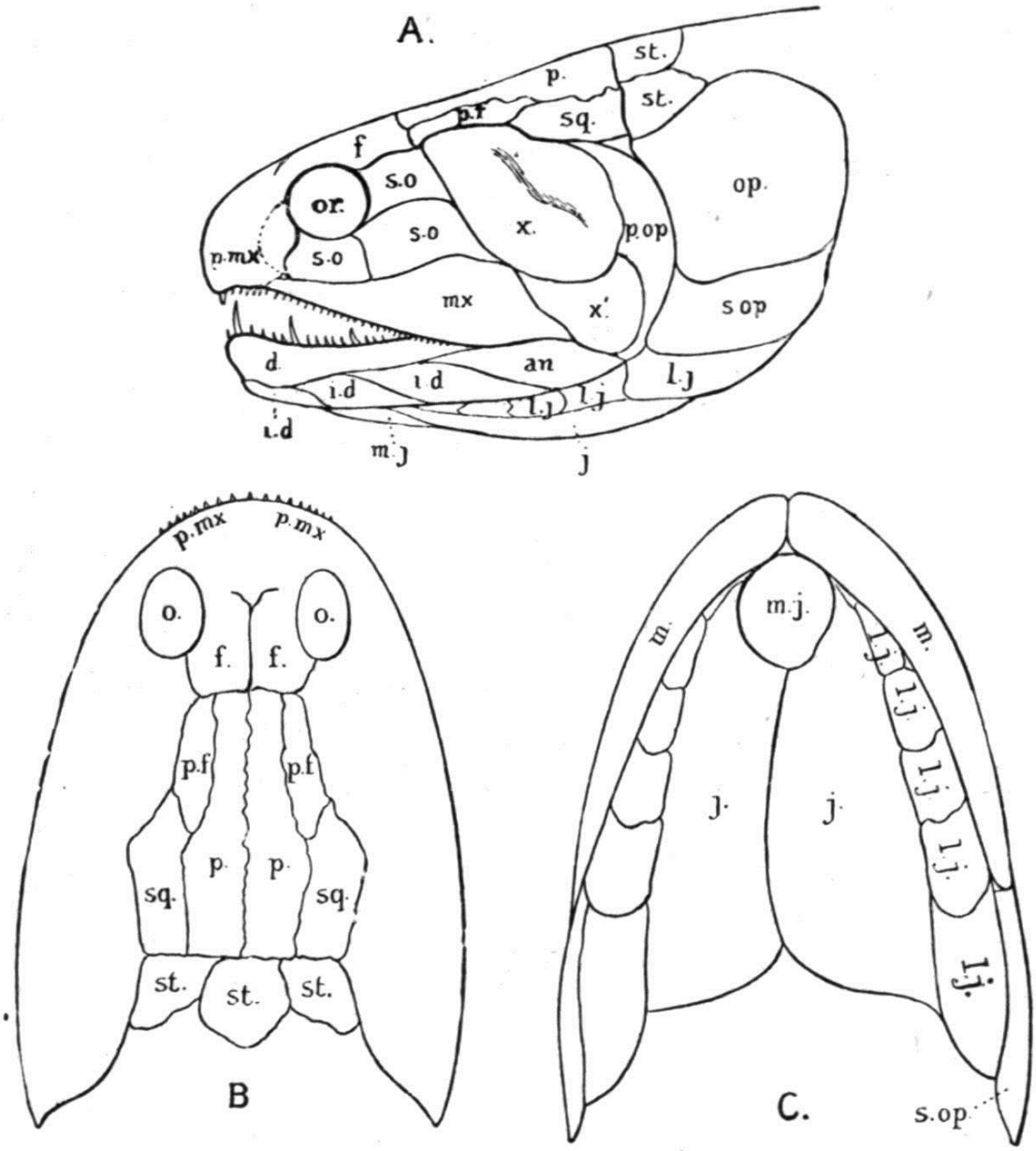
back



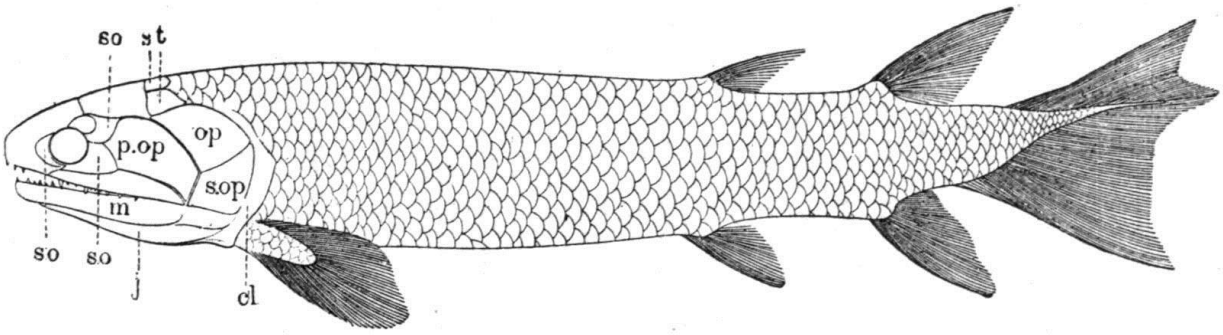
back



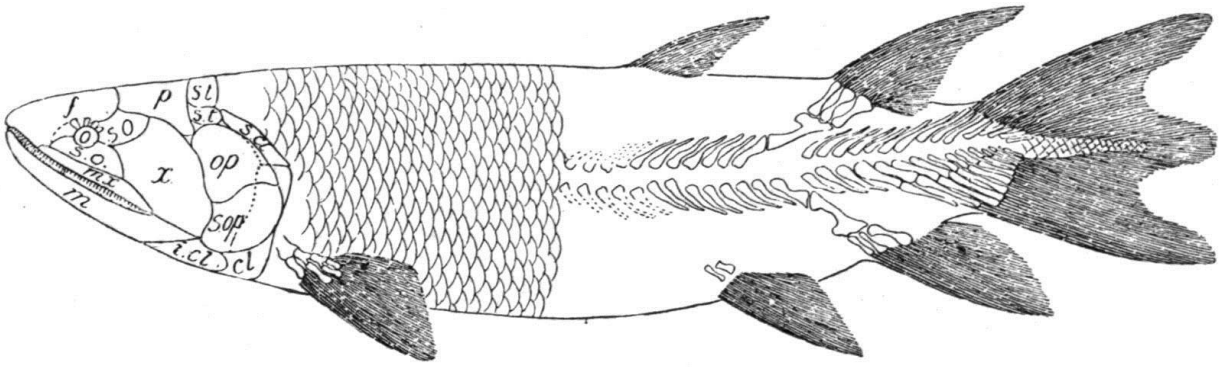
back


A.
st.
p.
st.
p.f
sq.
f
s.o
or.
op.
s.o
x.
p.op
p.mx
s.o
mx
x'
s.op
d
an
l.j
i.d
i.d
l.j
l.j
i.d
m.j
j
p.mx
p.mx
o.
o.
f.
f.
p.f
p.f
p.
p.
sq.
sq.
st.
st.
st.
B
m.
m.j.
m.
l.j.
l.j.
l.j.
l.j.
l.j.
j.
j.
l.j.
C.
s.op

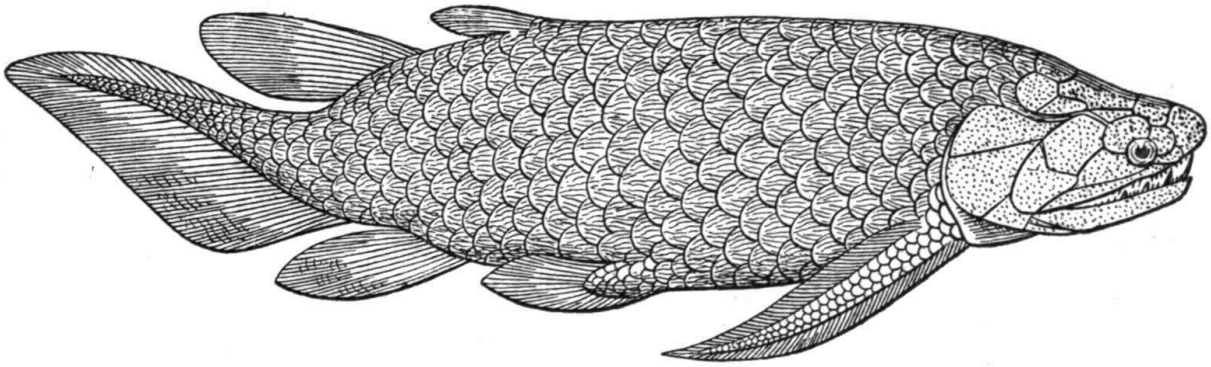
back



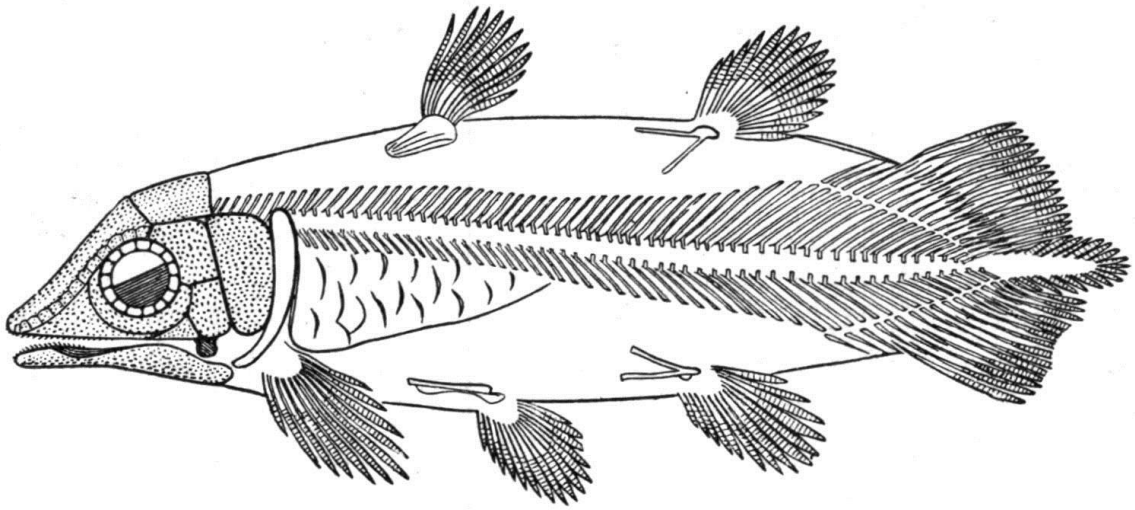
back



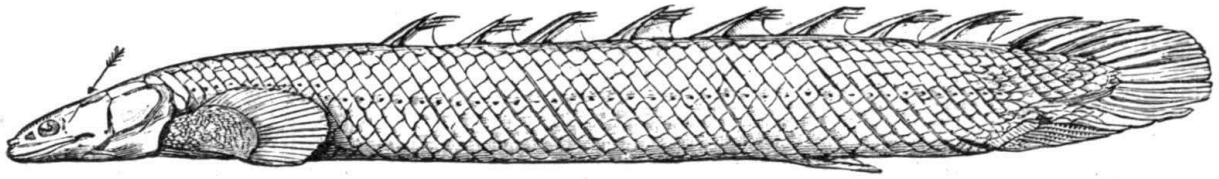
back



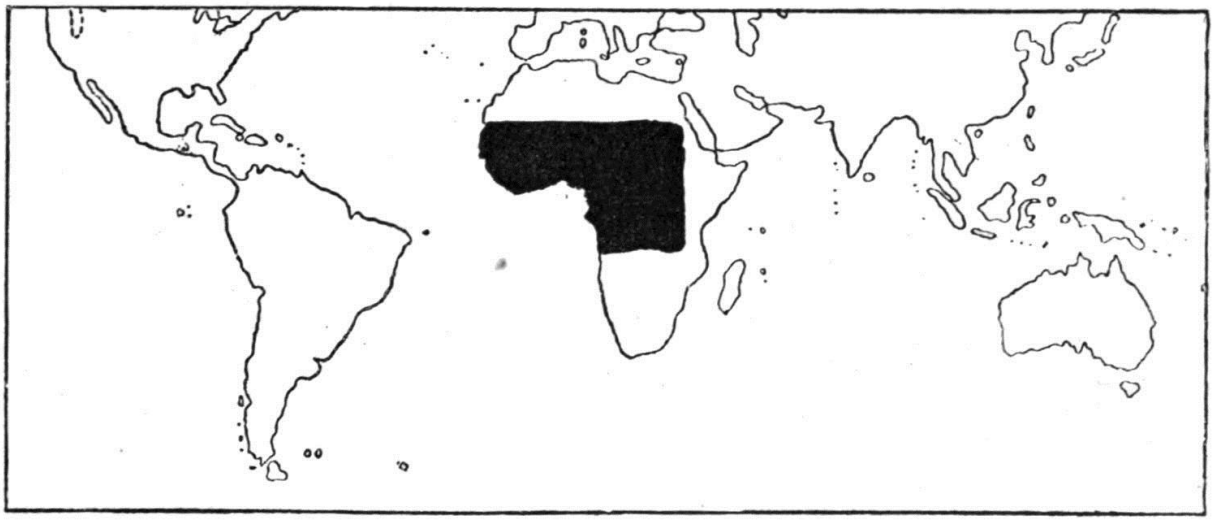
back



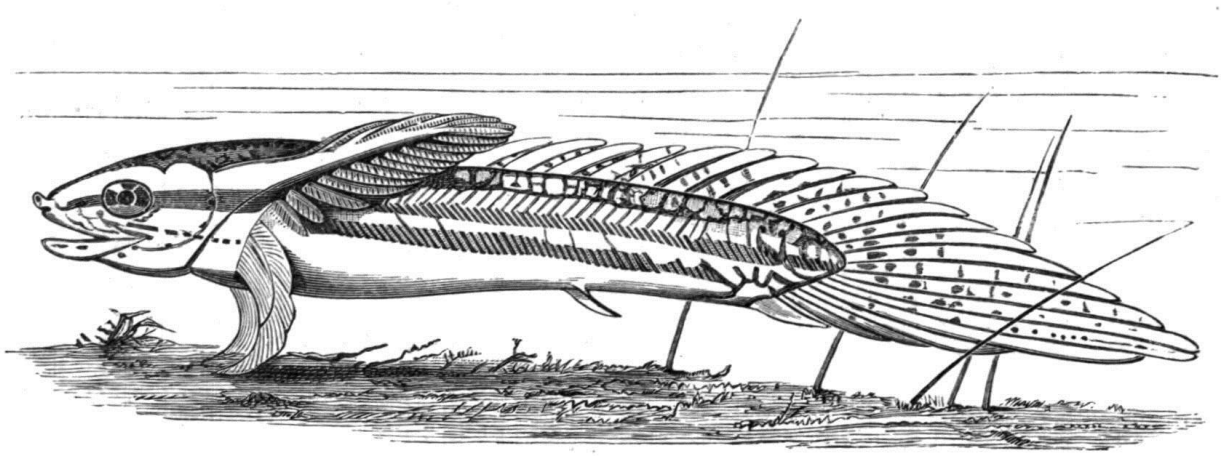
back



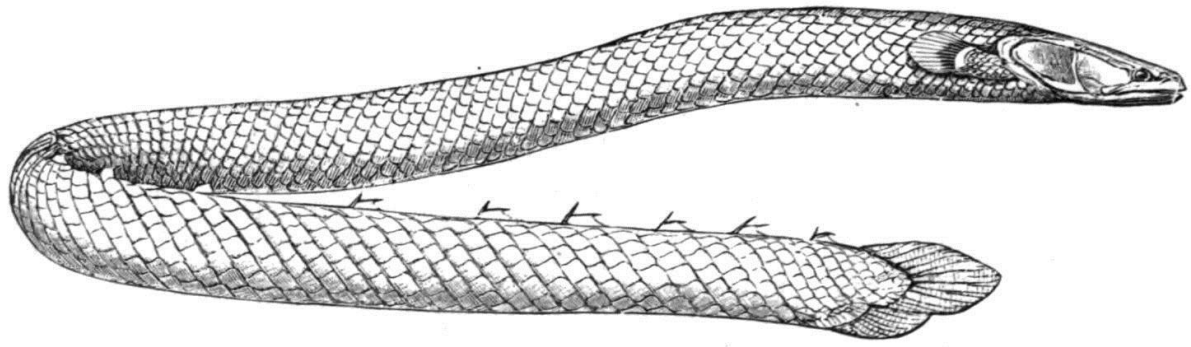
back



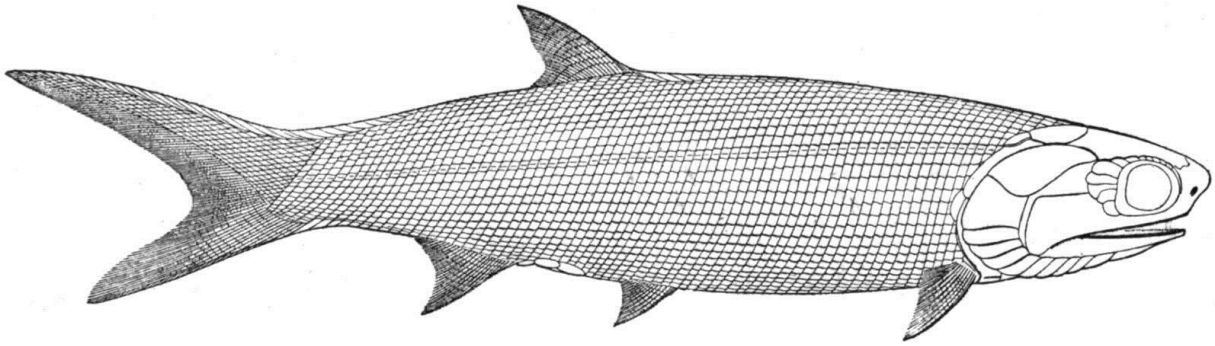
back



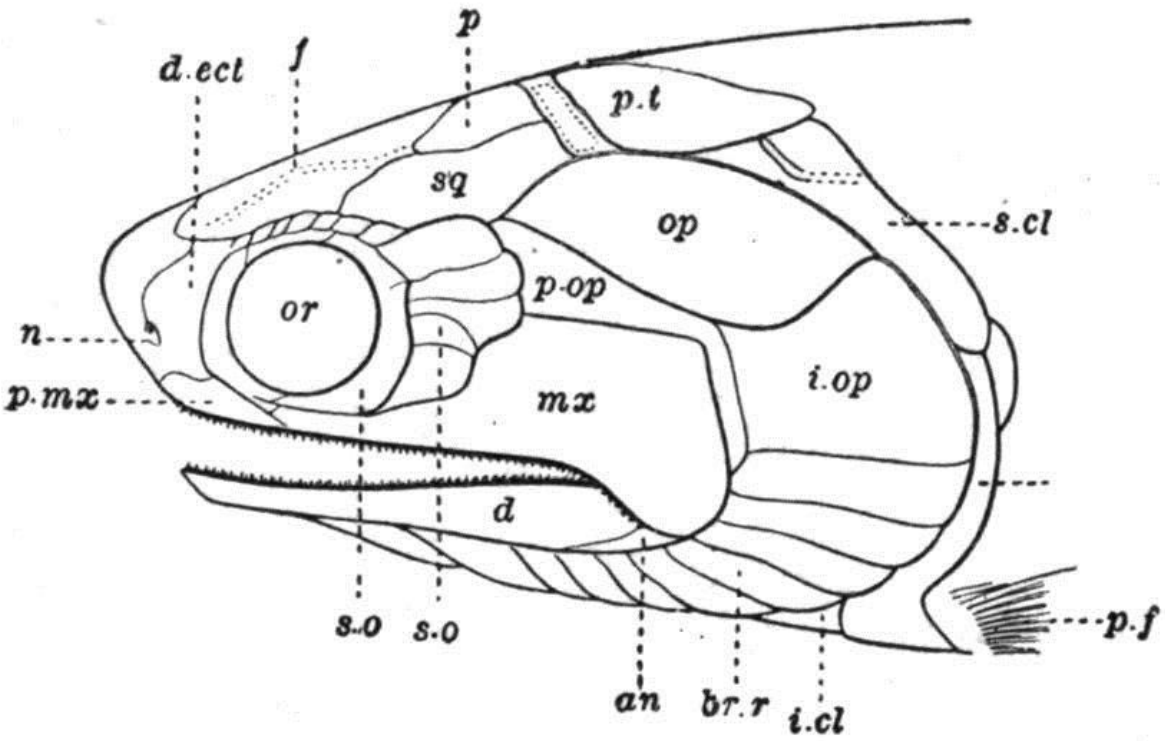
back



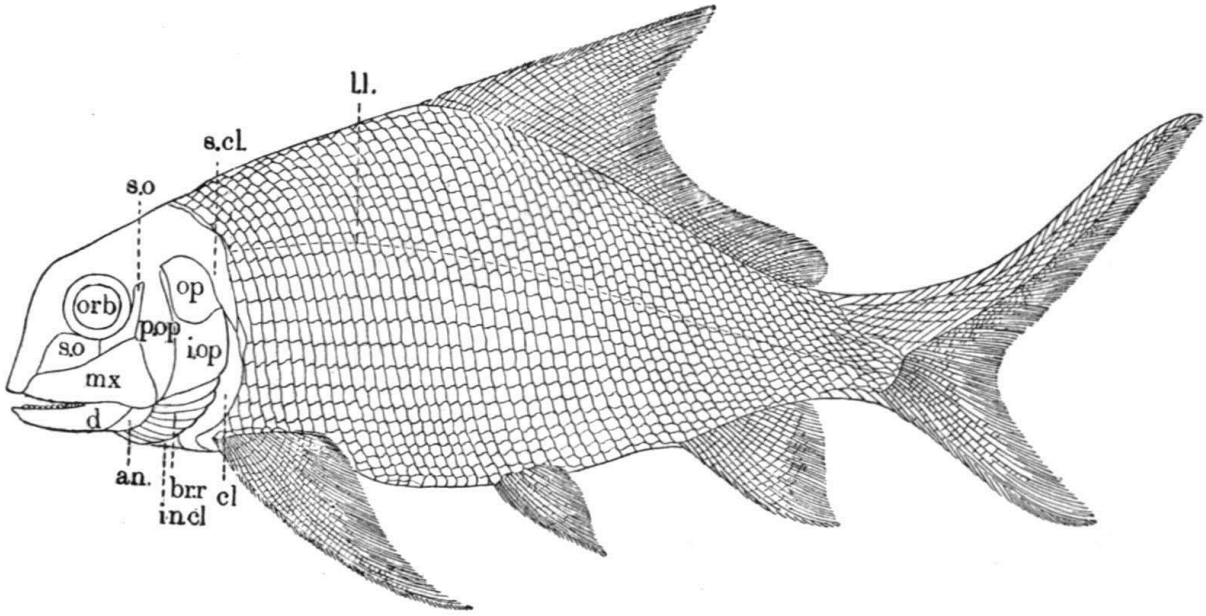
back



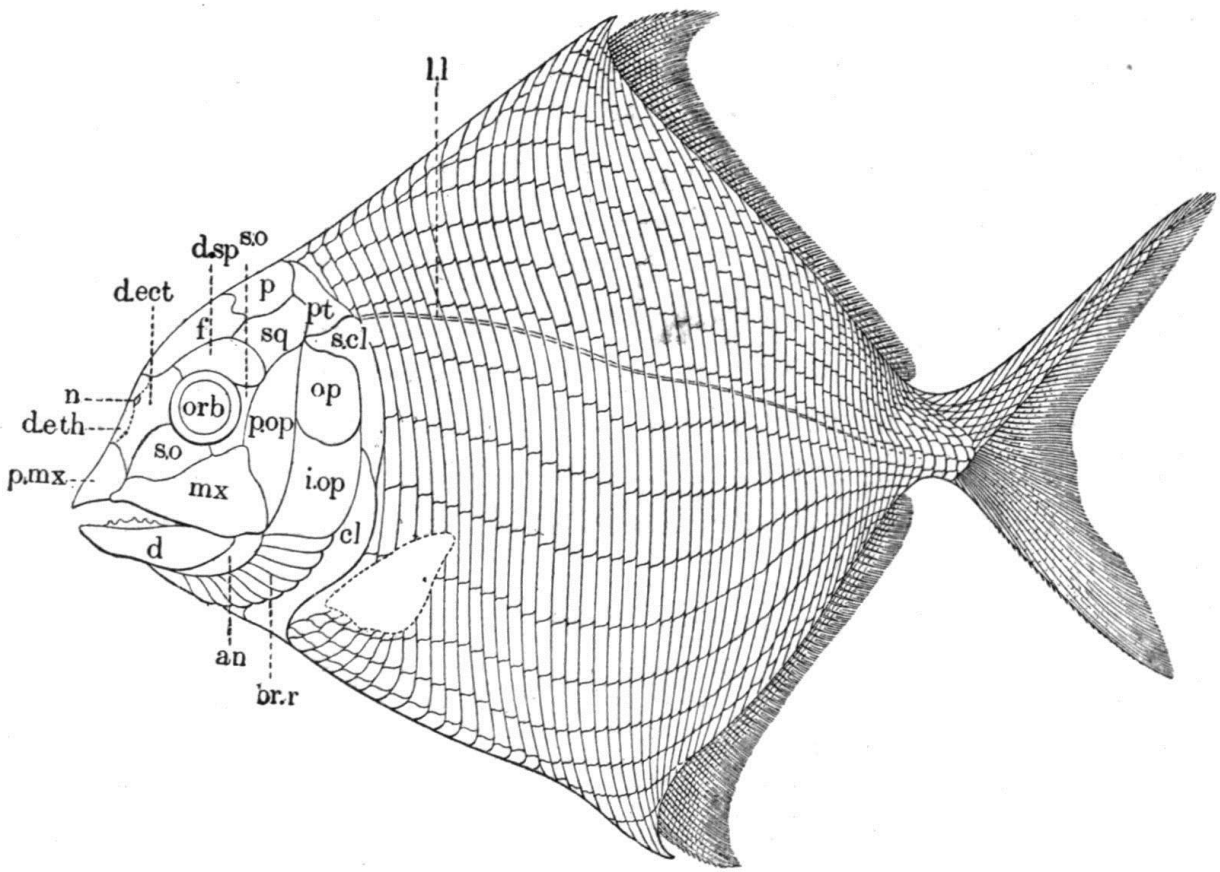
back



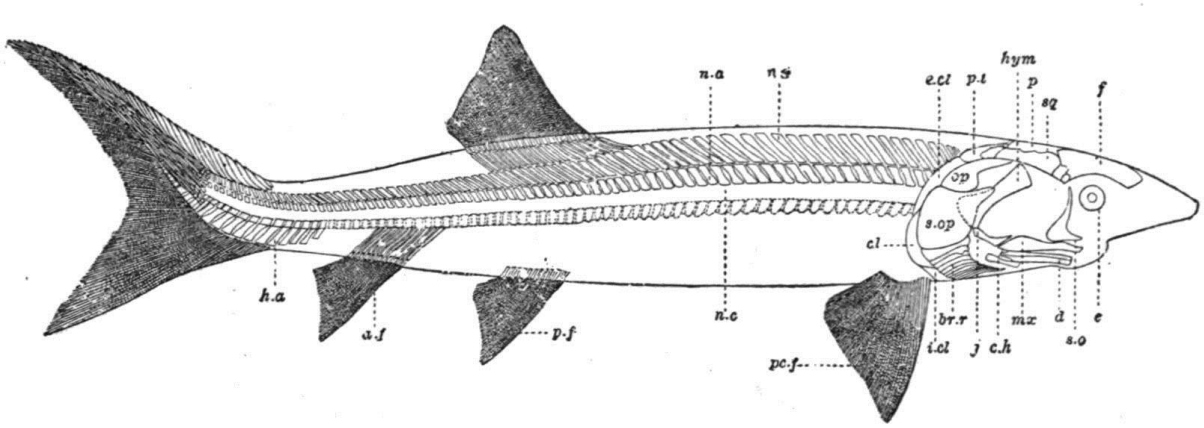
back



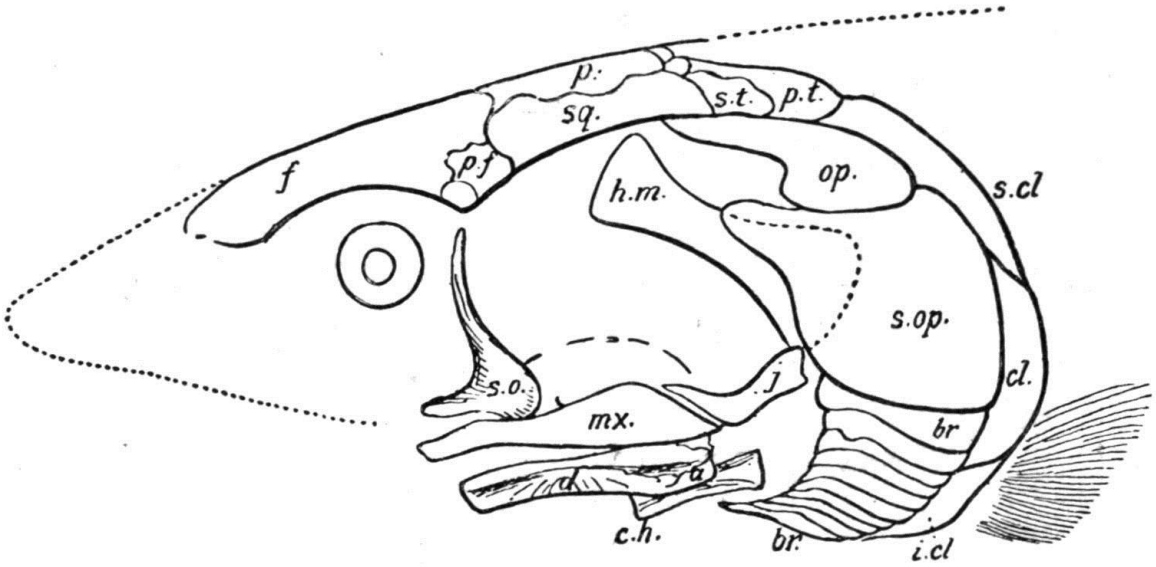
back


ll
d.sp
s.o
d.ect
p
pt
f
sq
s.cl
n
orb
op
d.eth
pop
s.o
p.mx
mx
i.op
cl
d
an
br.r

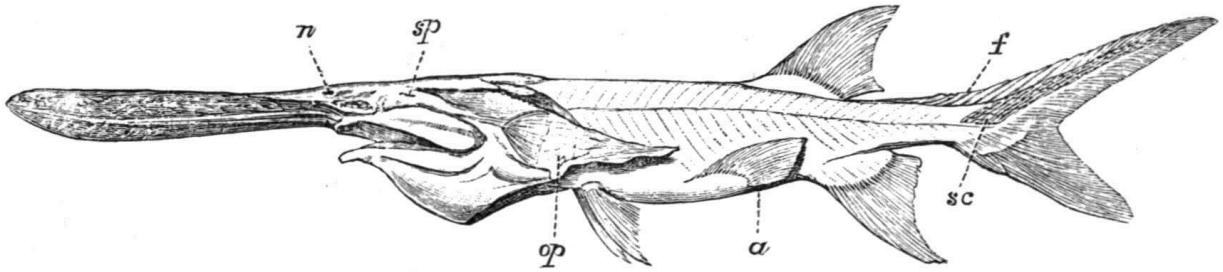
back



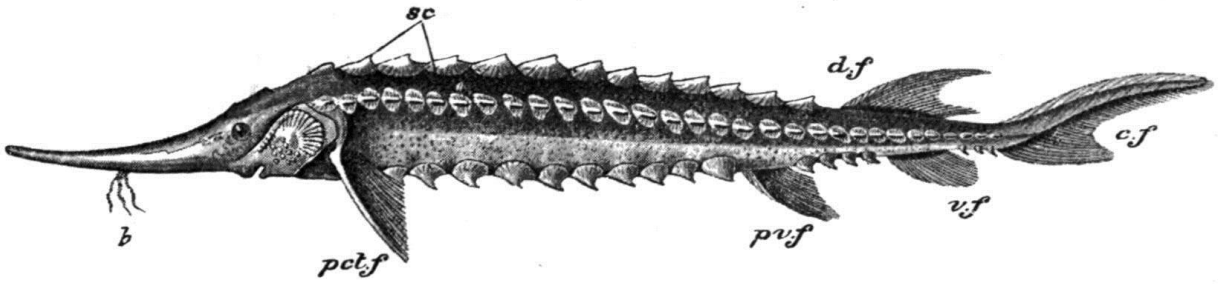
back



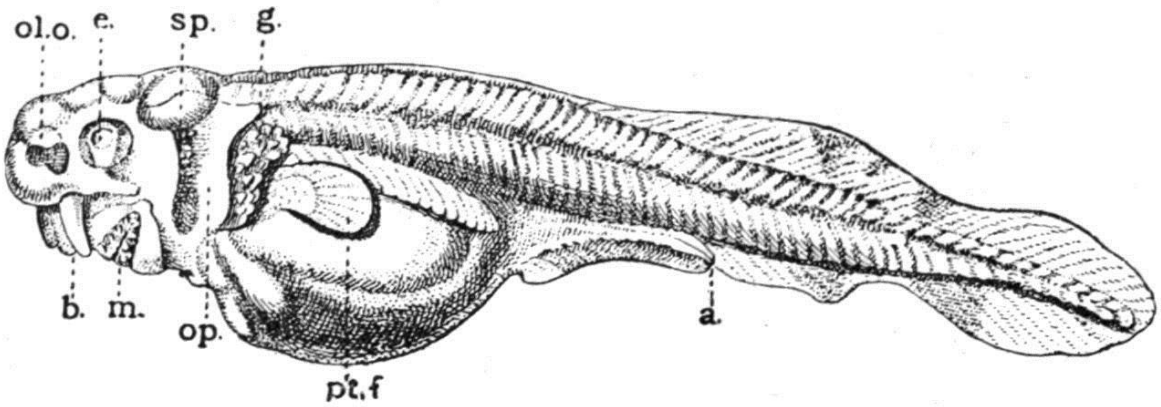
back



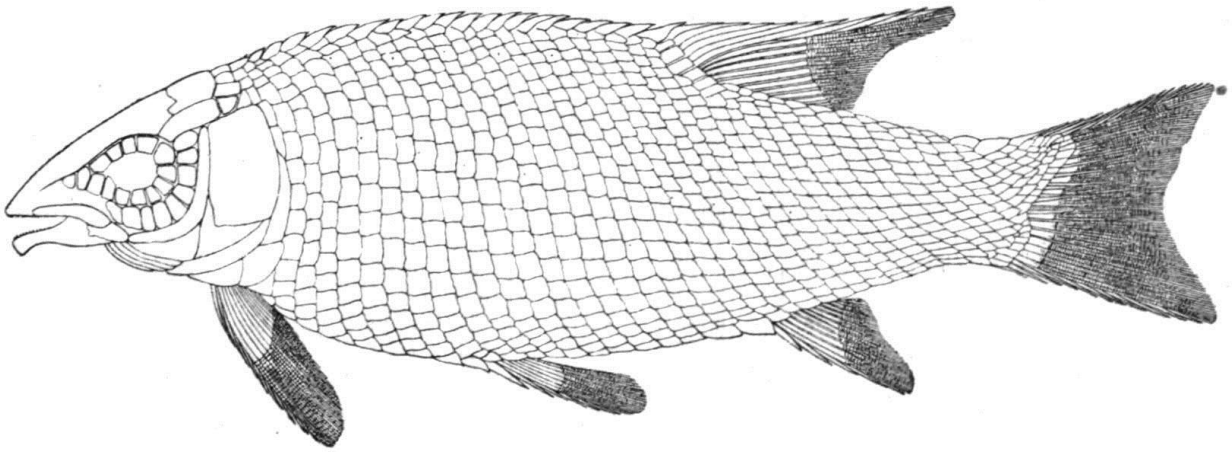
back



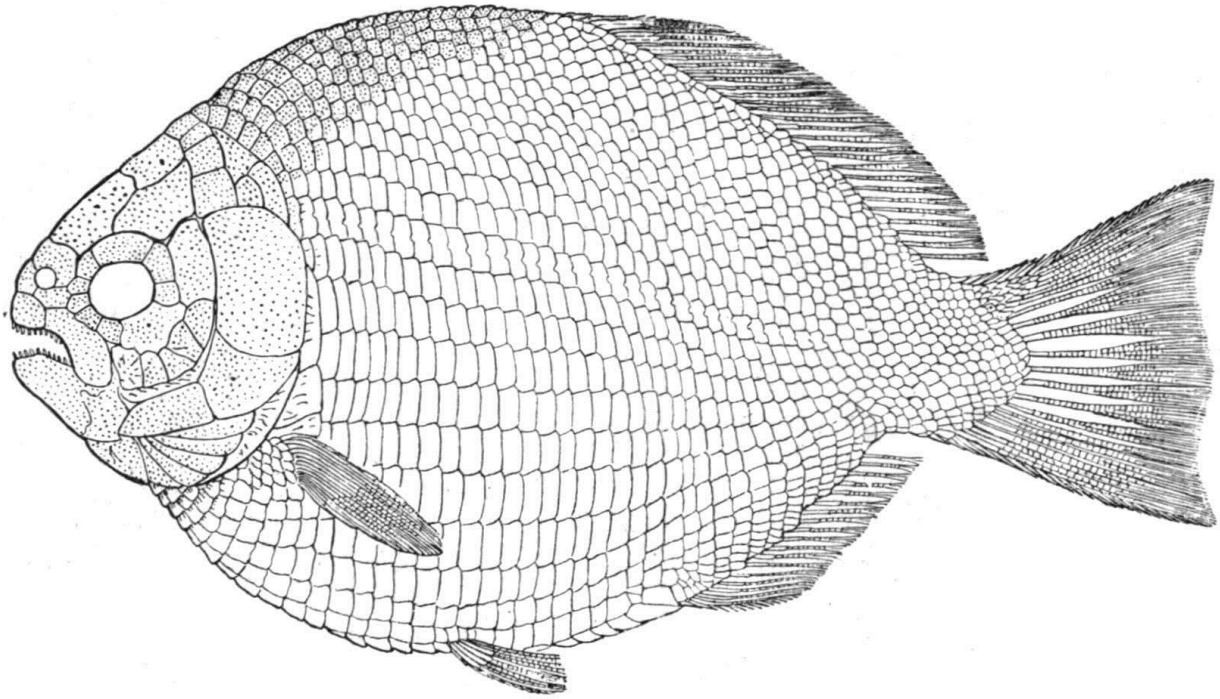
back



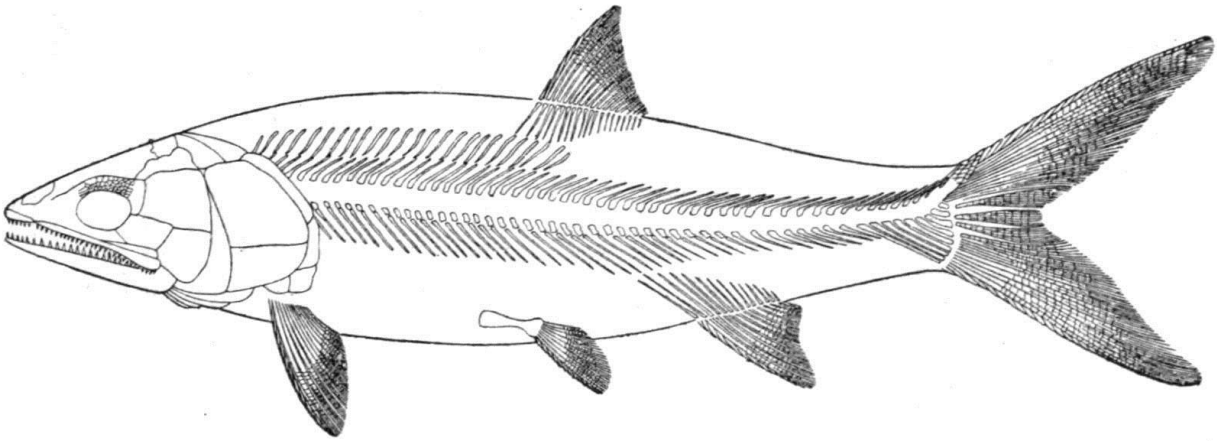
back



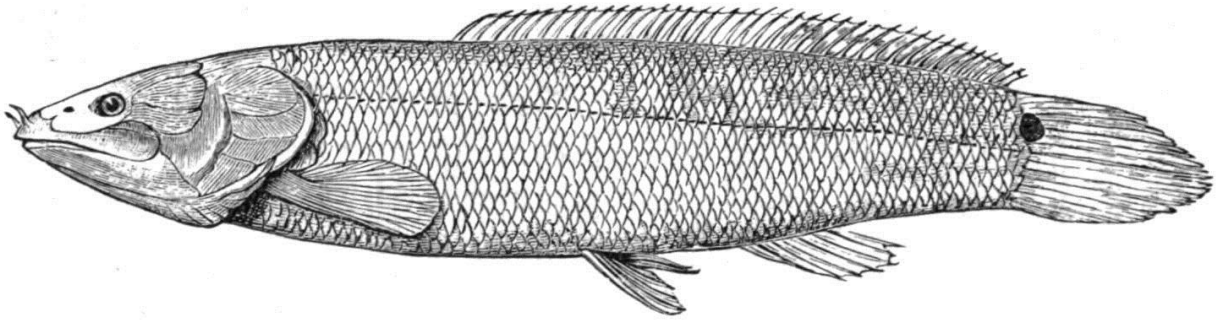
back



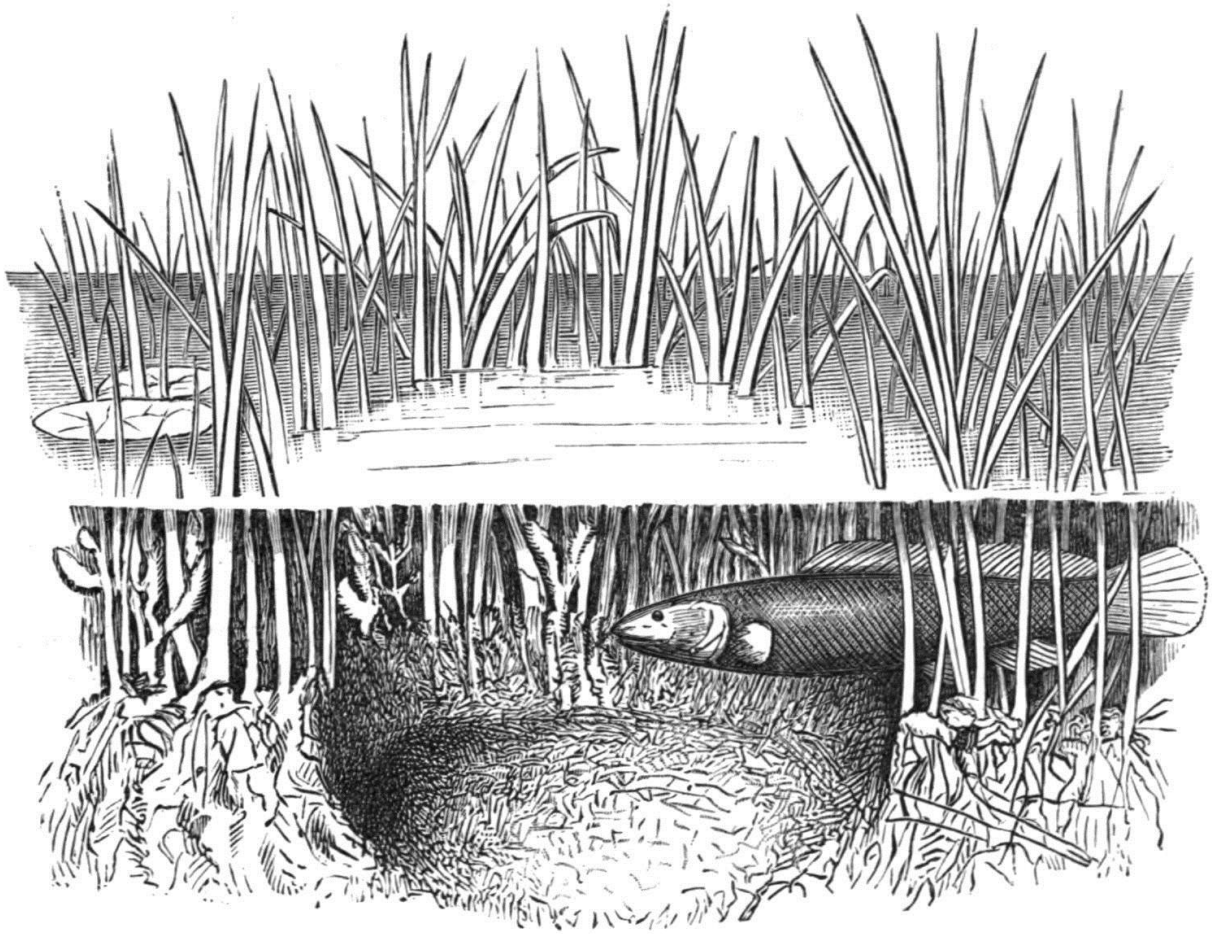
back



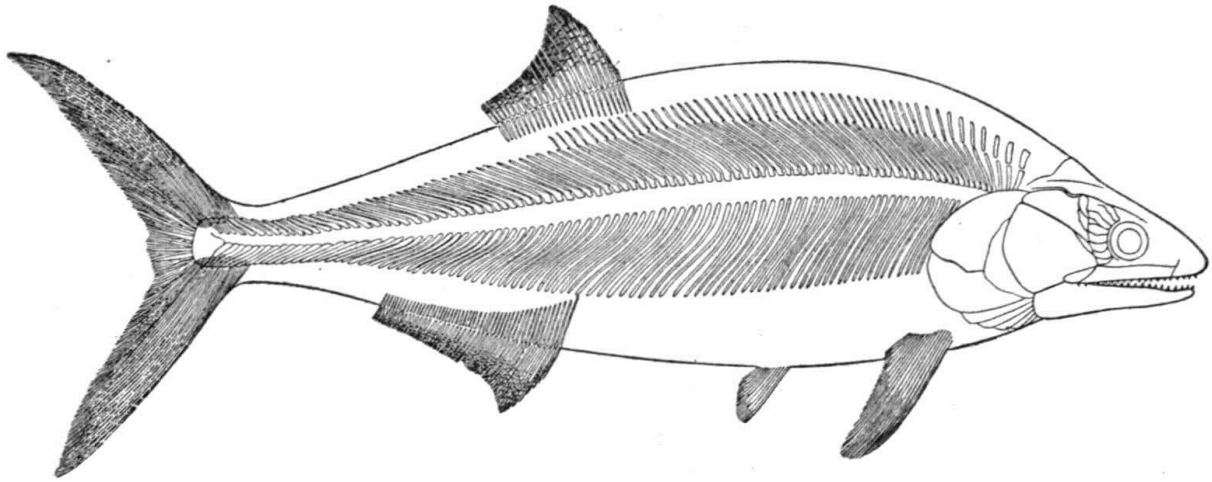
back



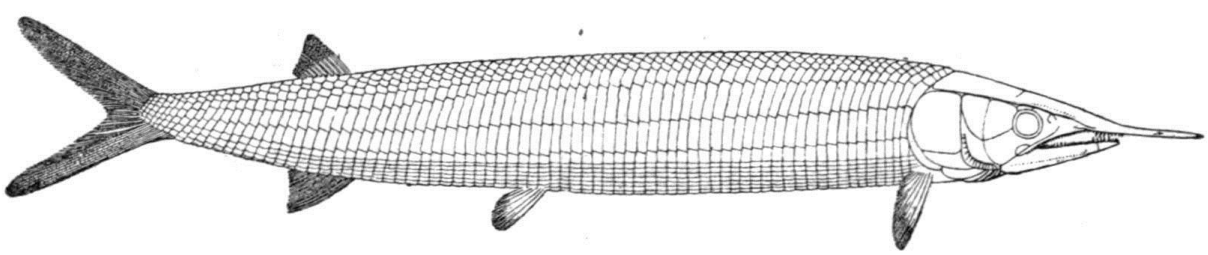
back



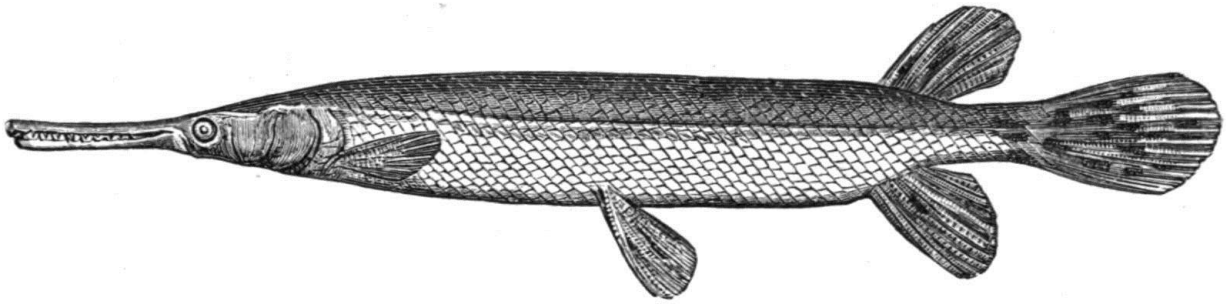
back



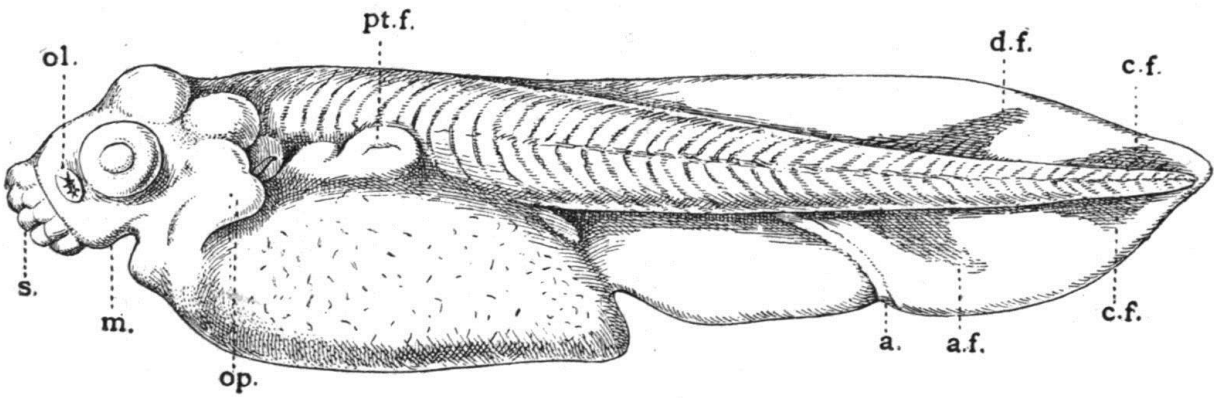
back



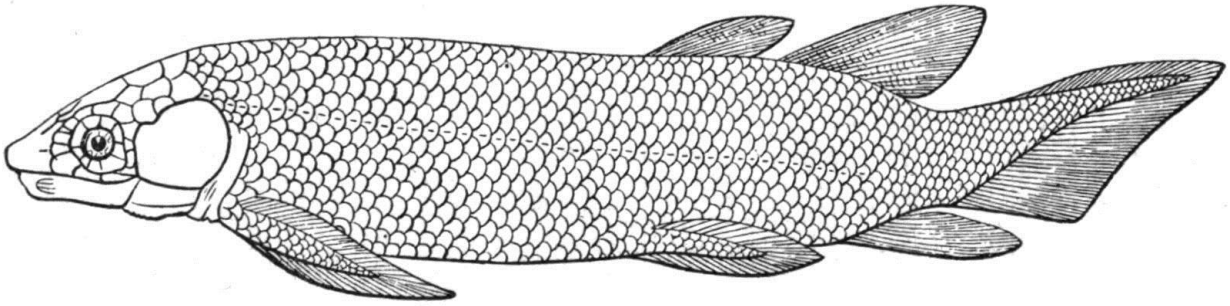
back



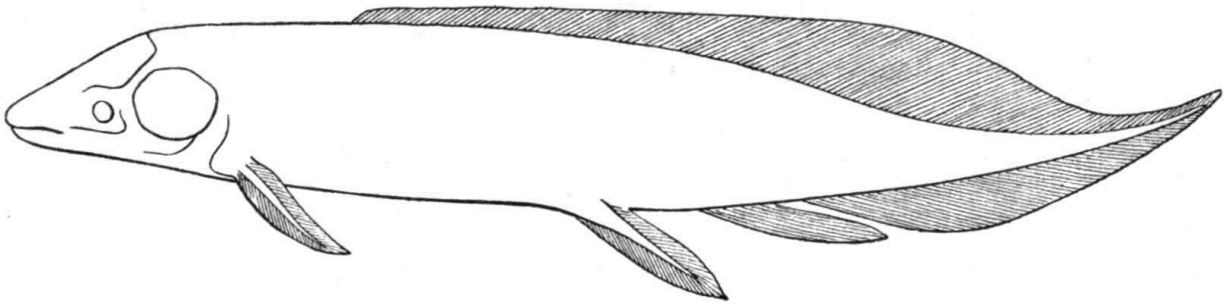
back



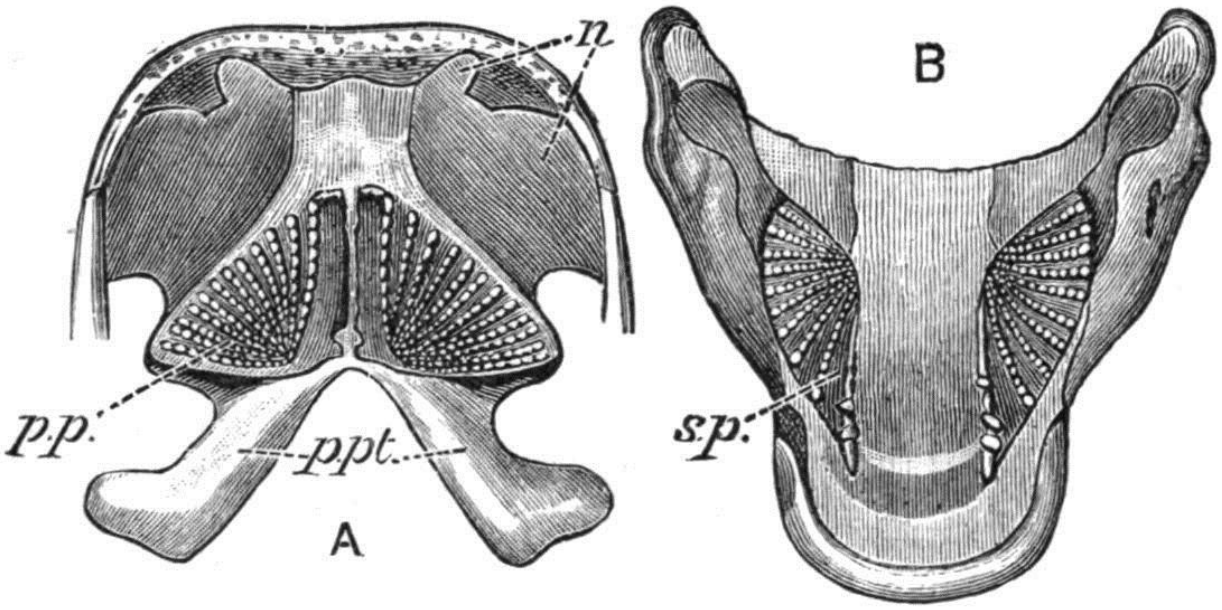
back



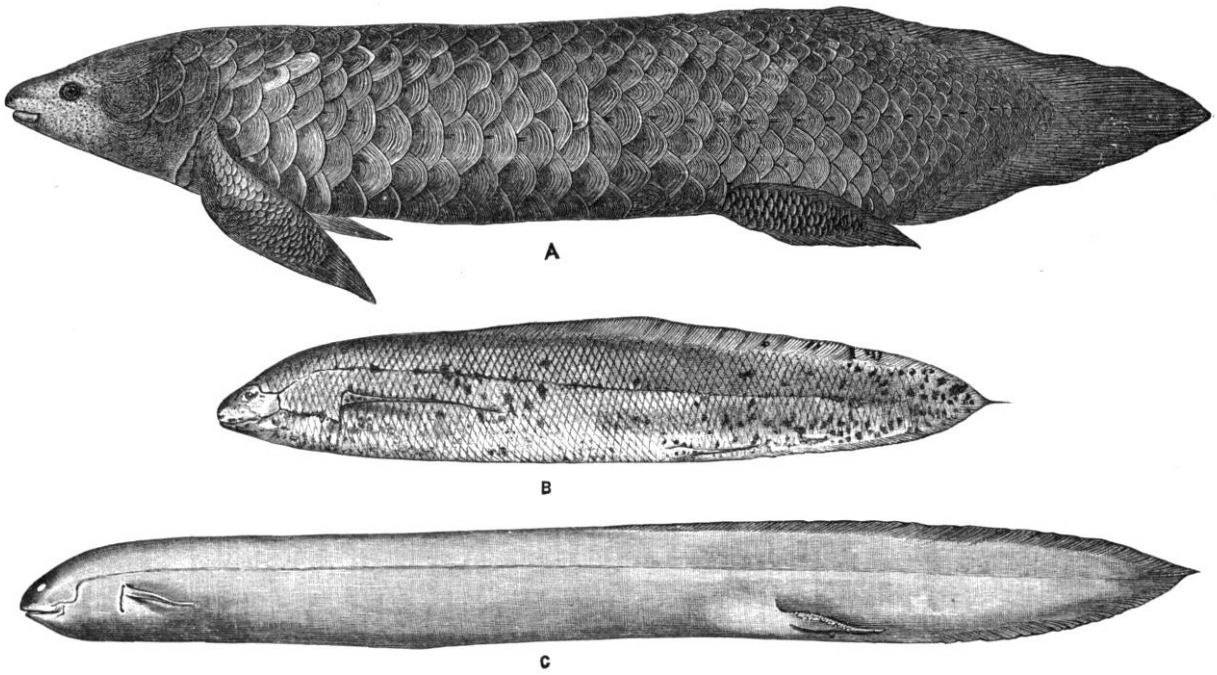
back



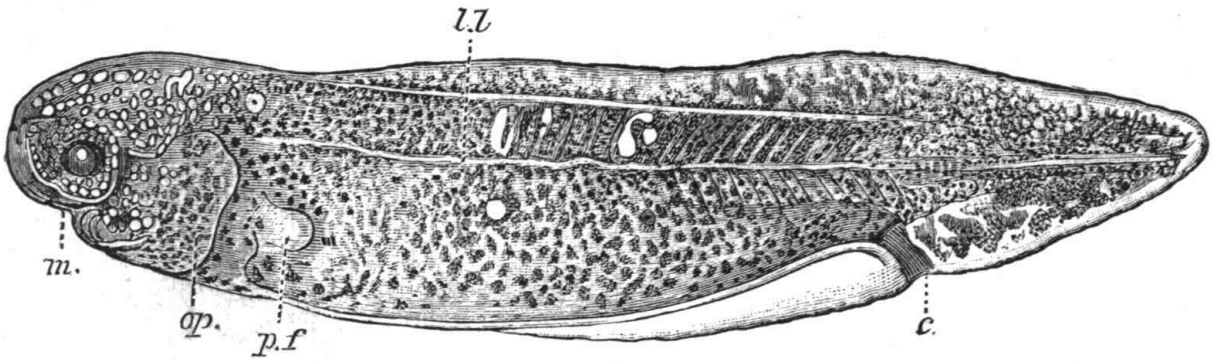
back



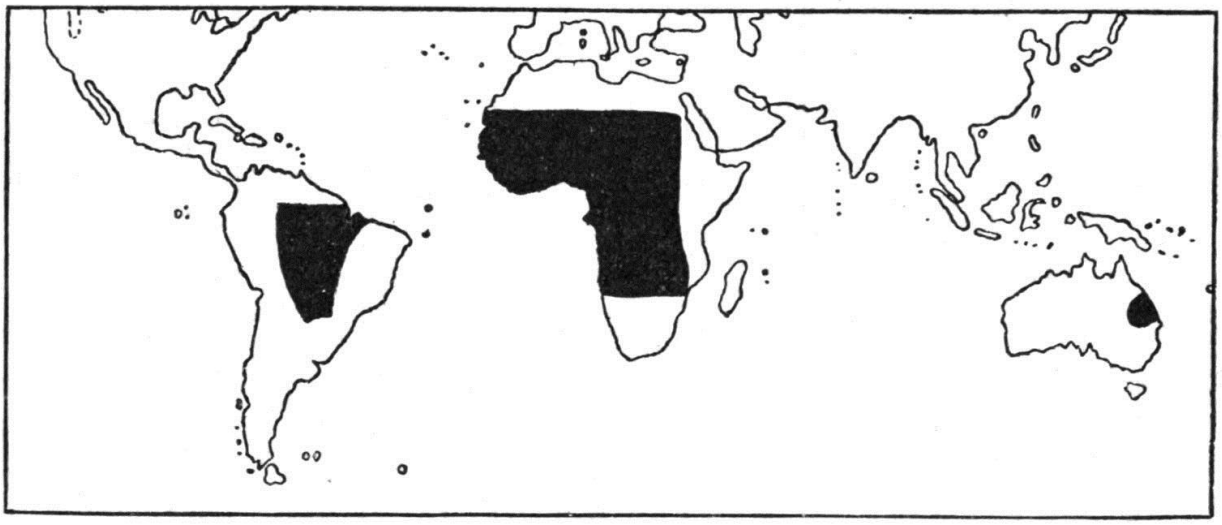
back



back

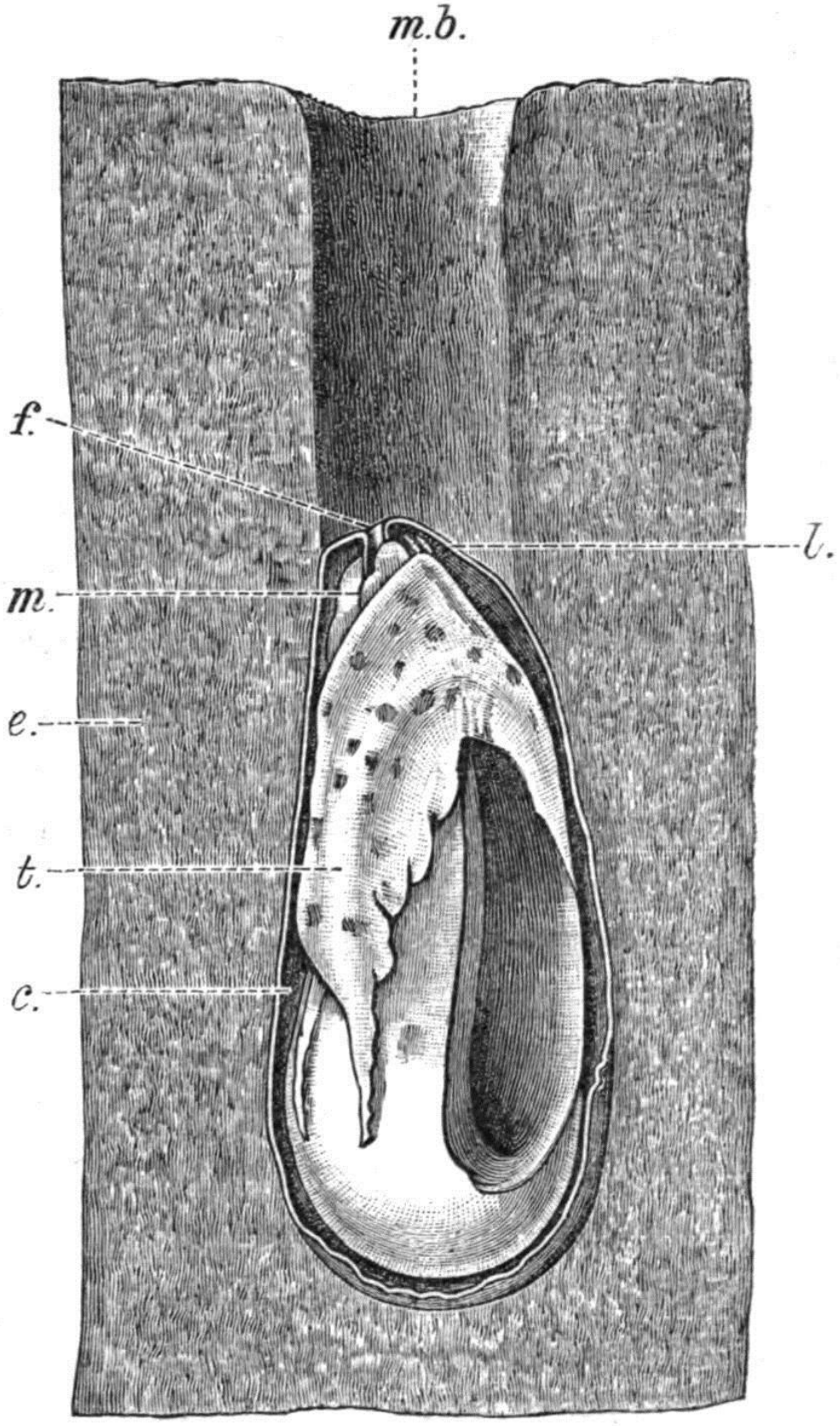


back



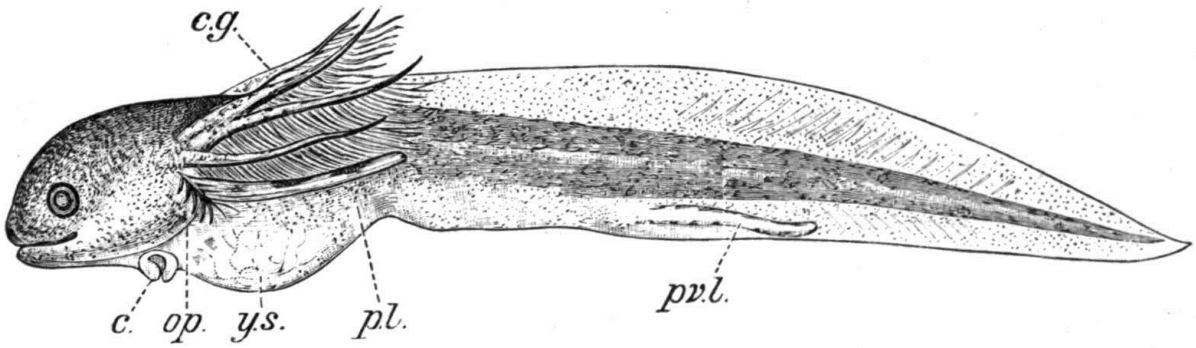
Lepidosiren. *Protopterus.* *Neoceratodus*

back

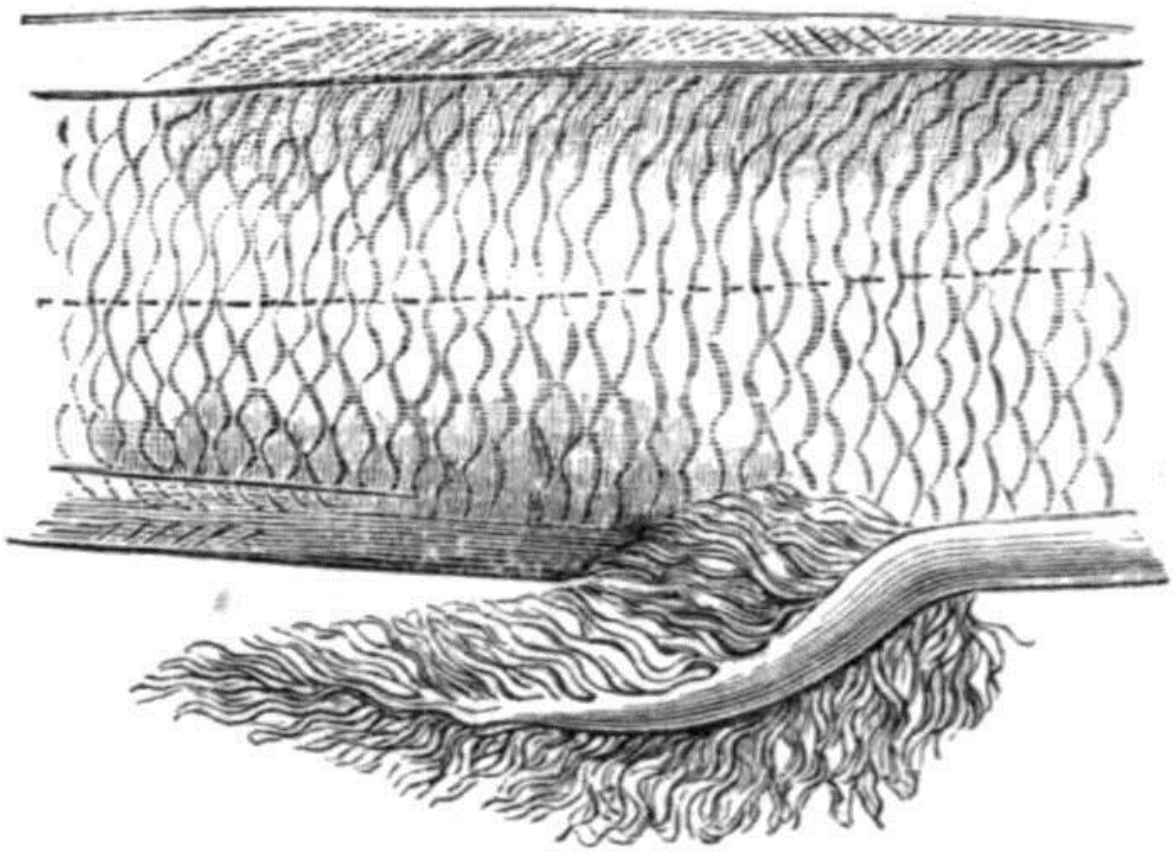


back

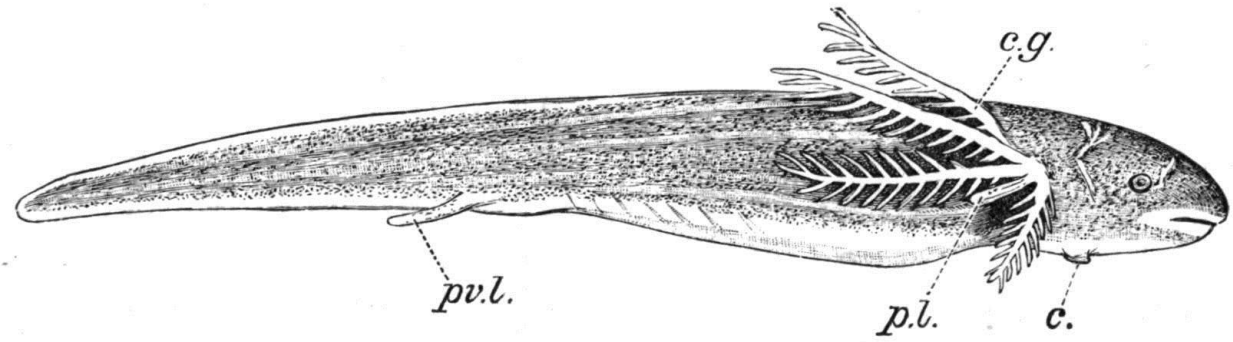
back



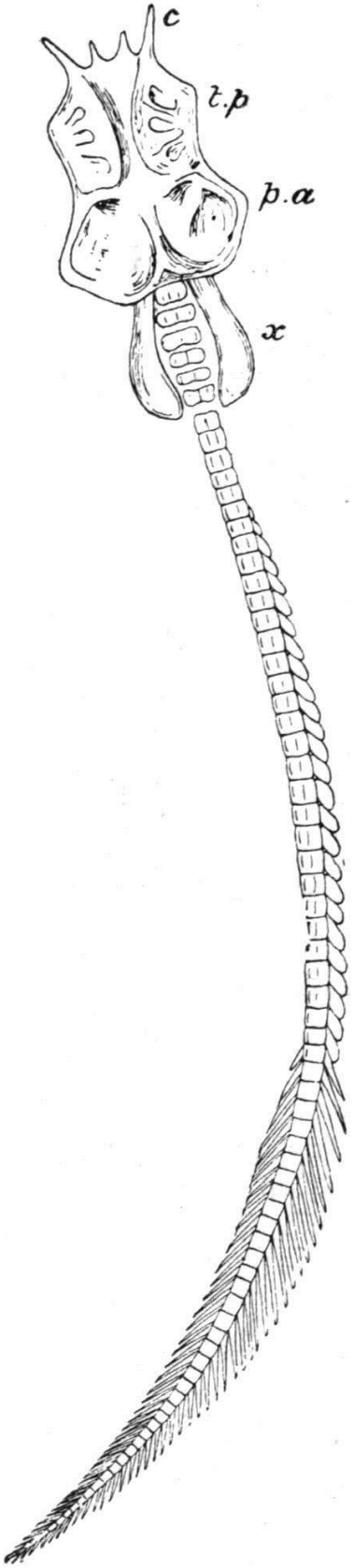
back



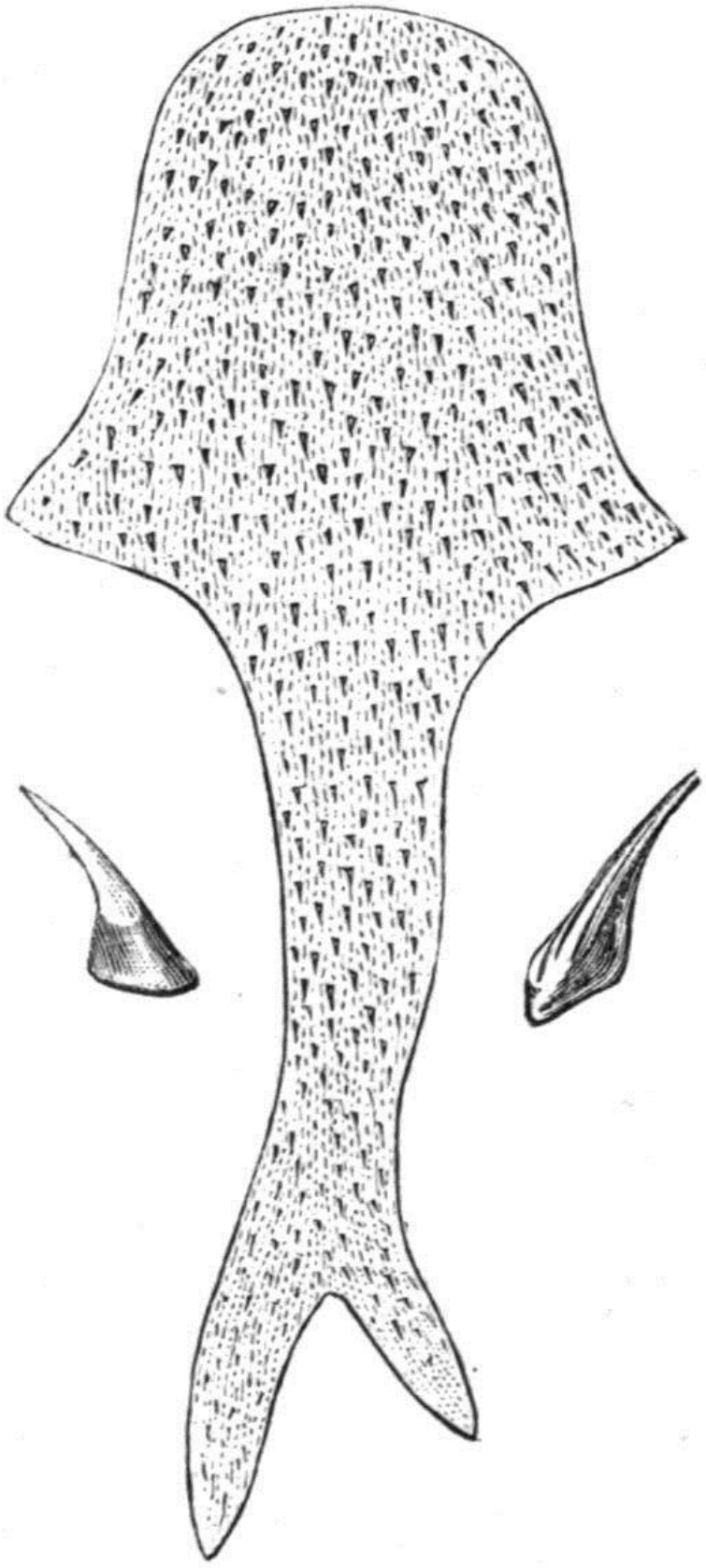
back



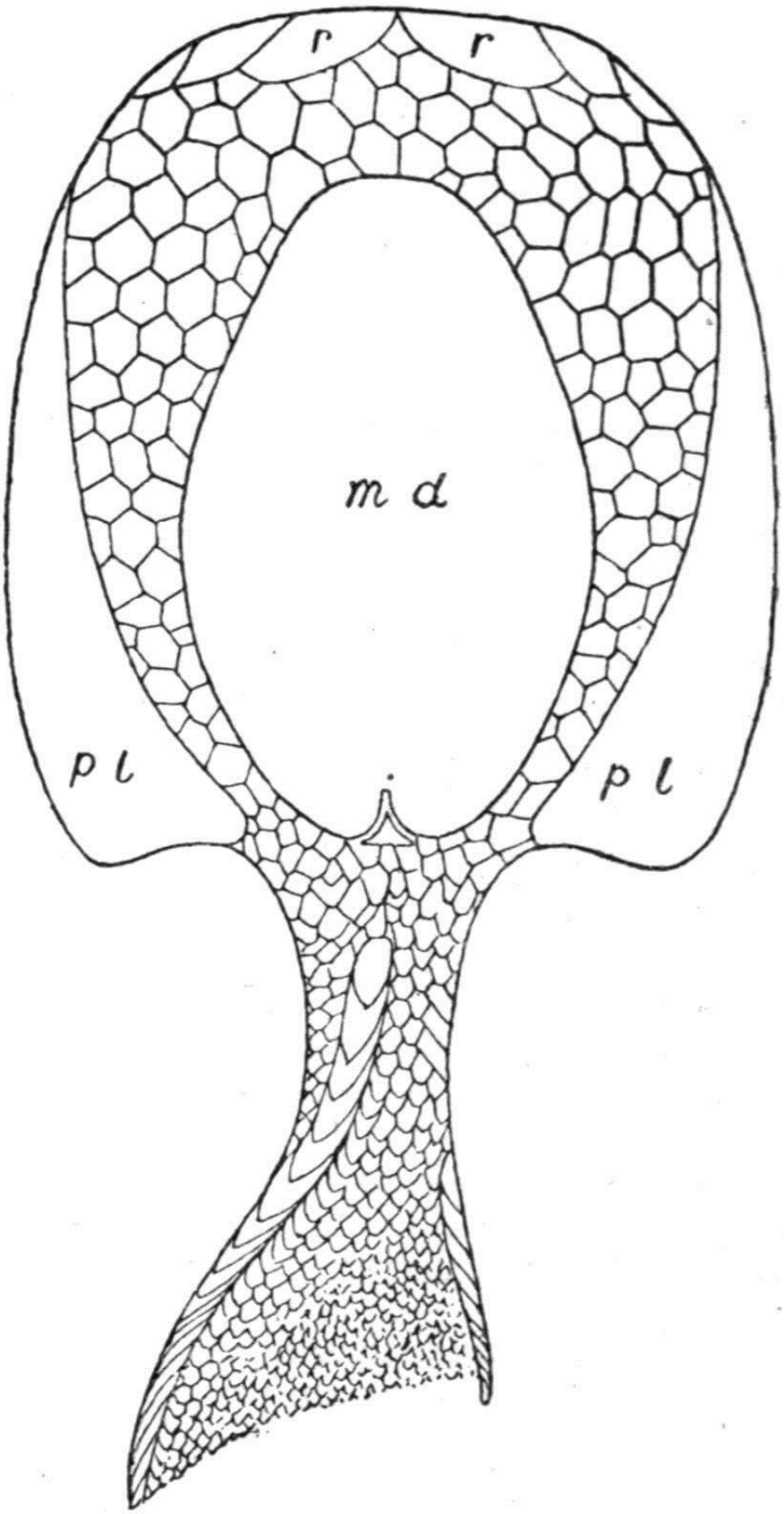
back



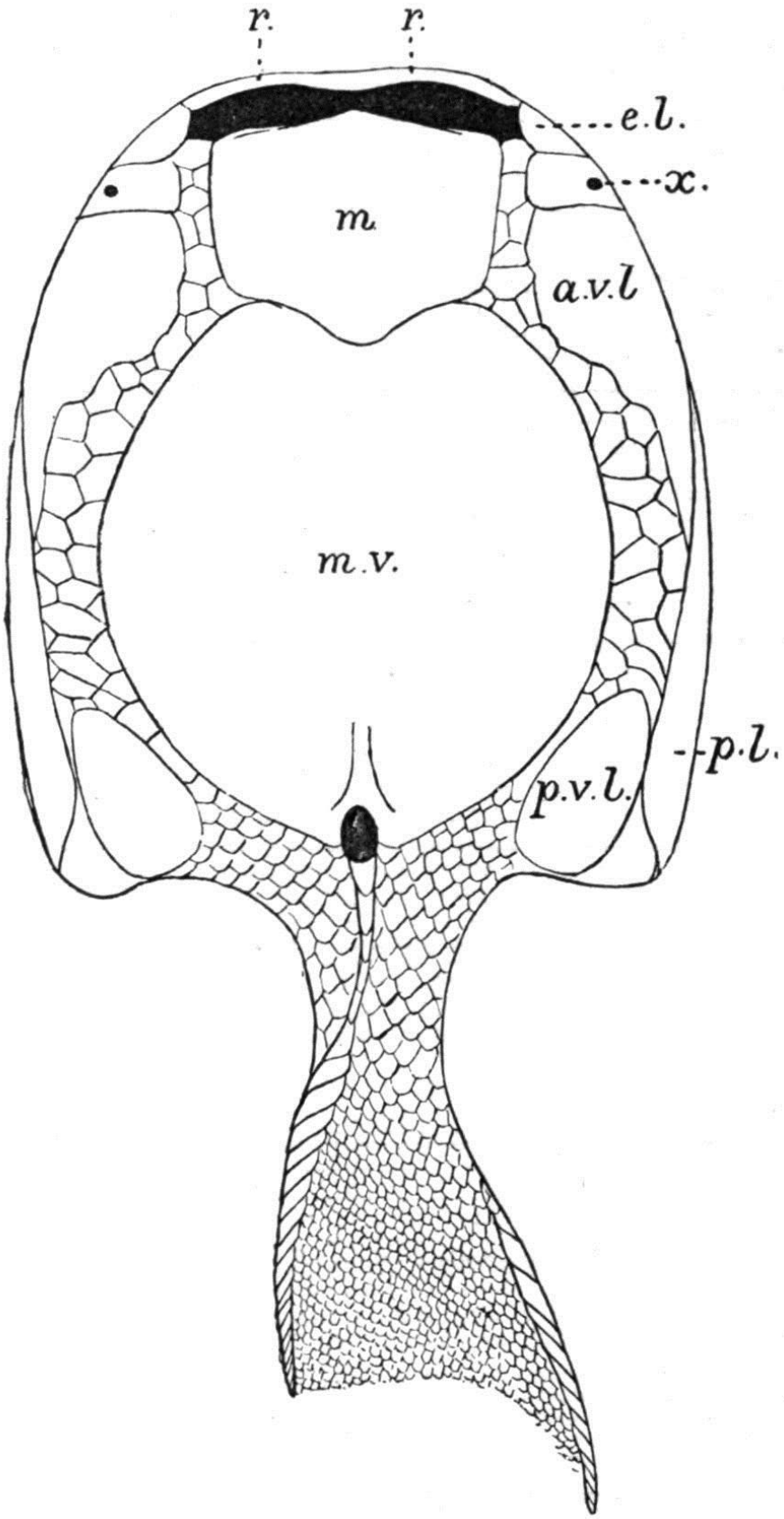
back



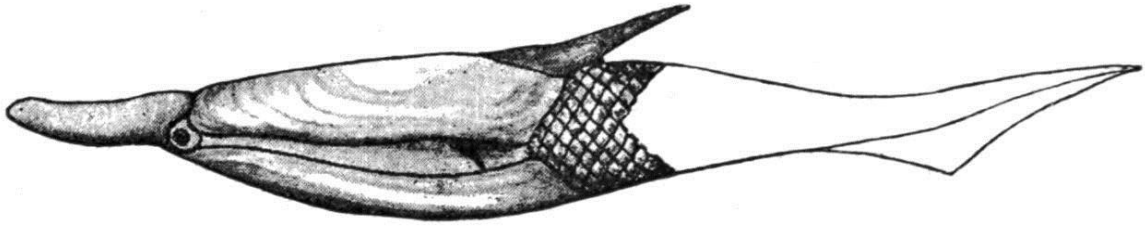
back



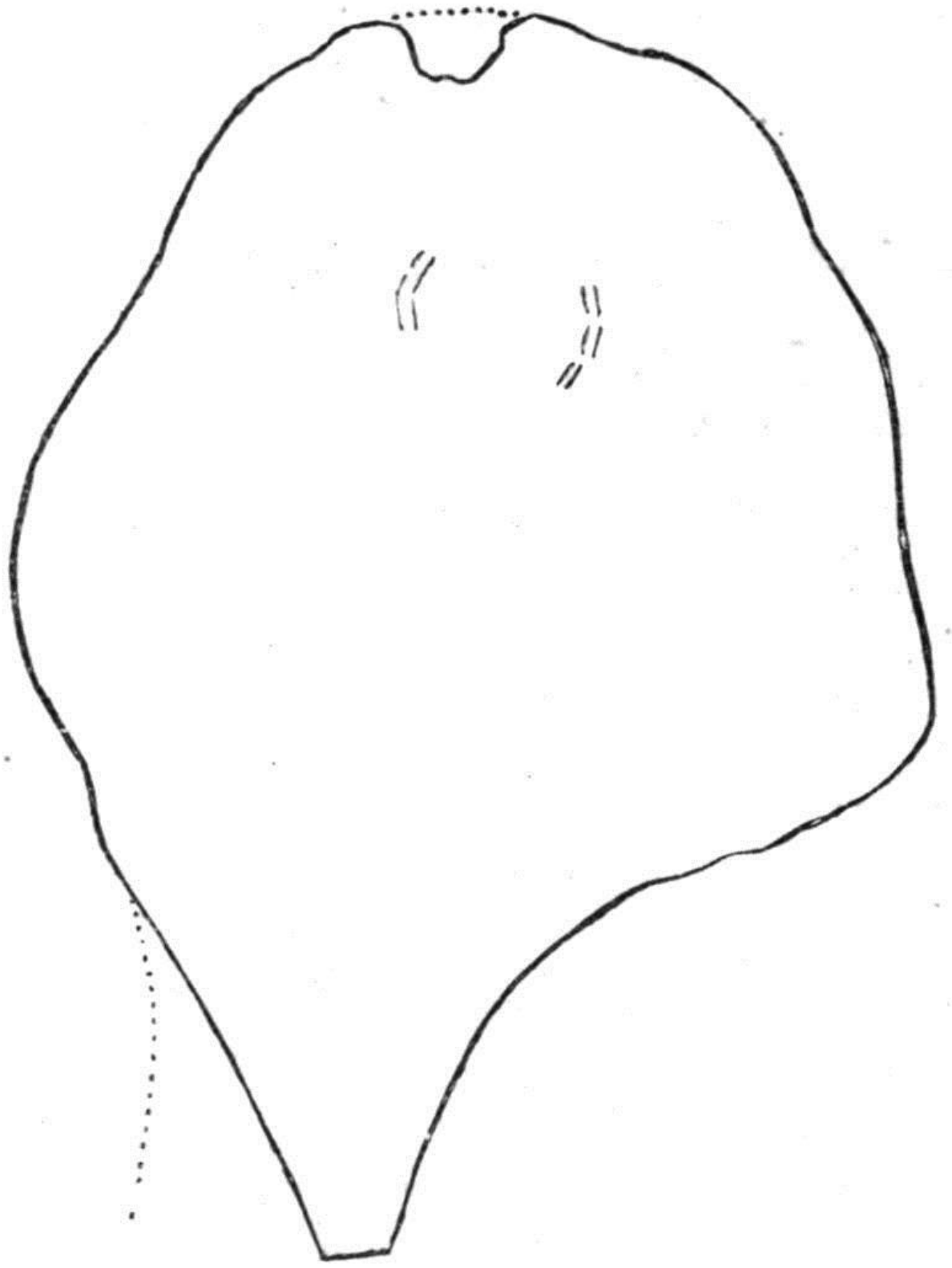
back



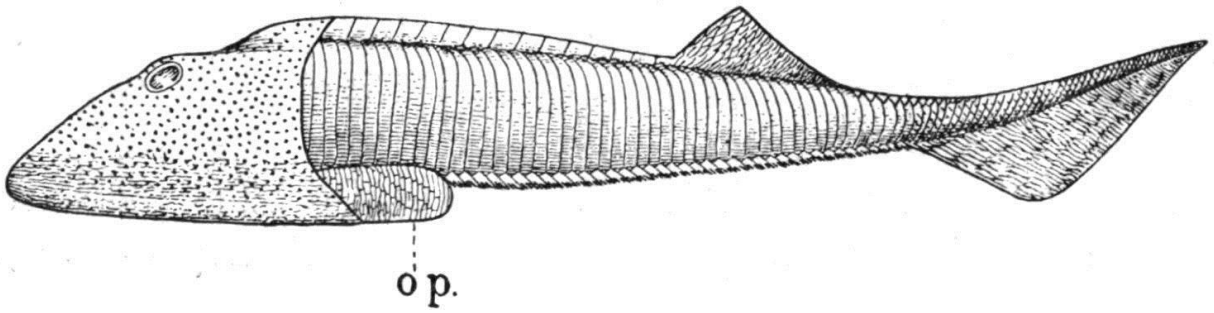
back



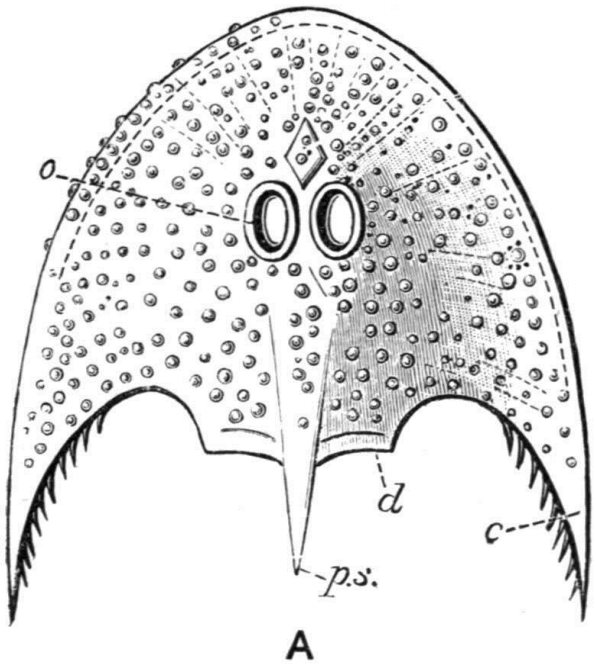
back

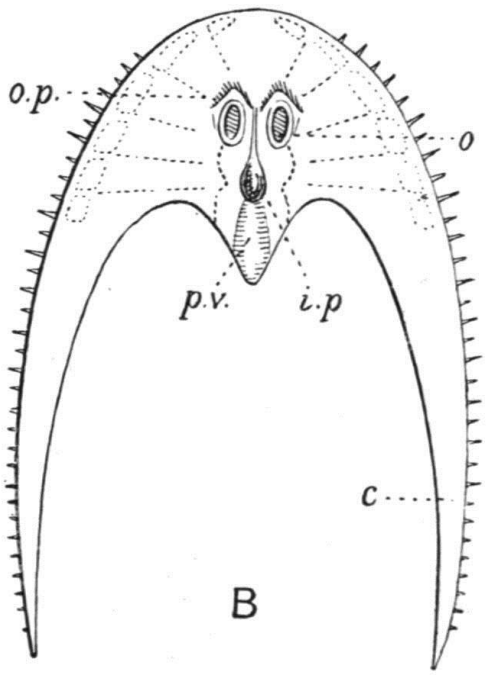


back

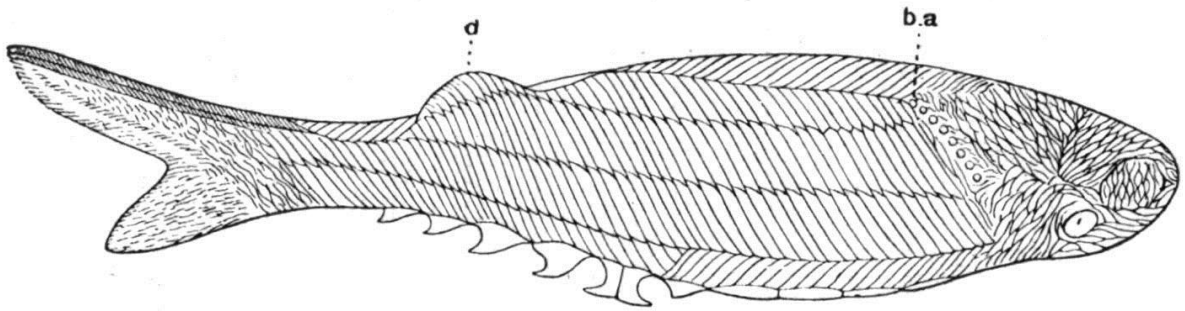


back

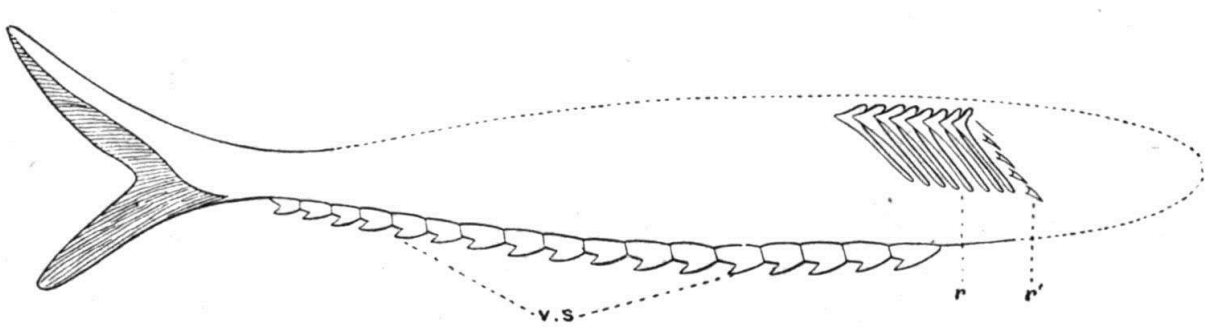




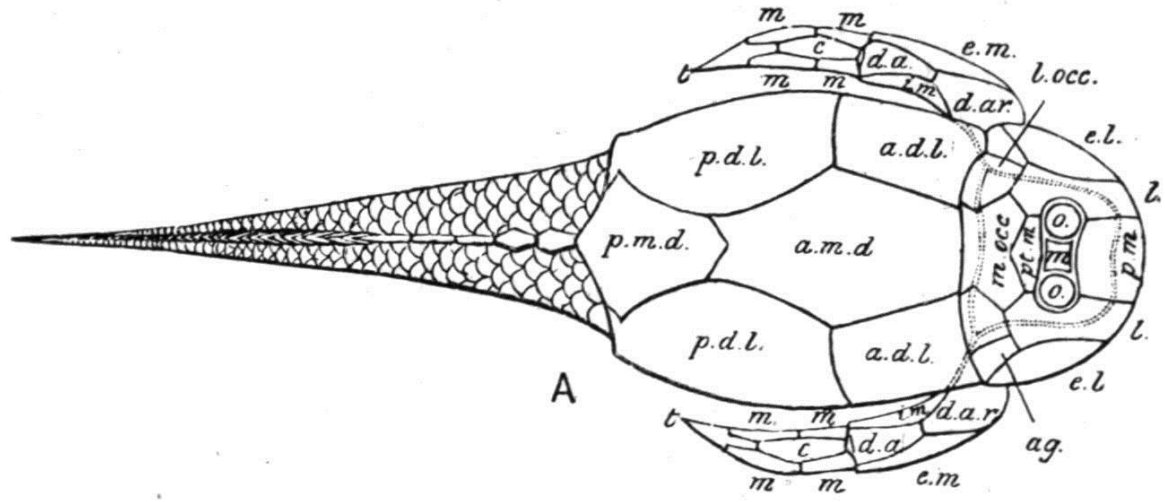
back

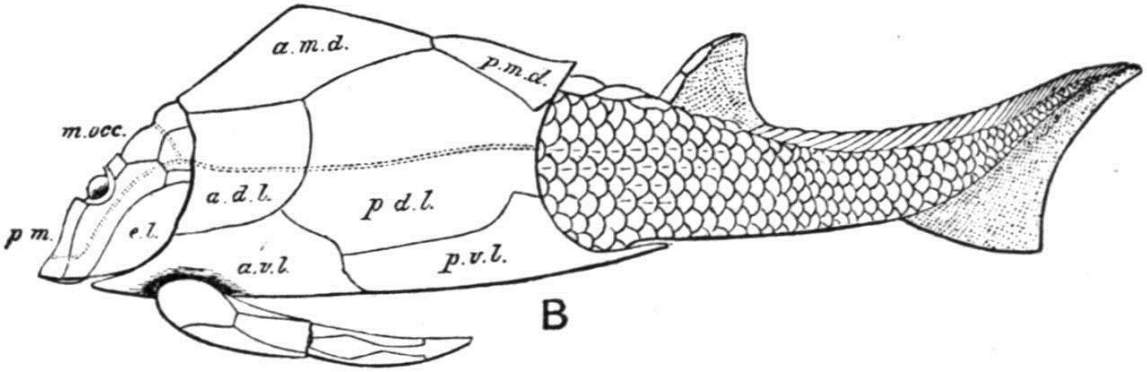


back

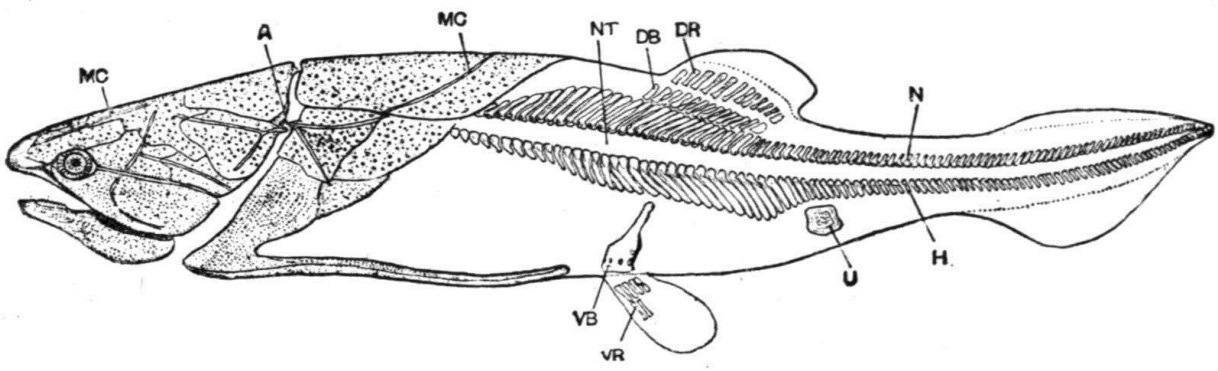


back

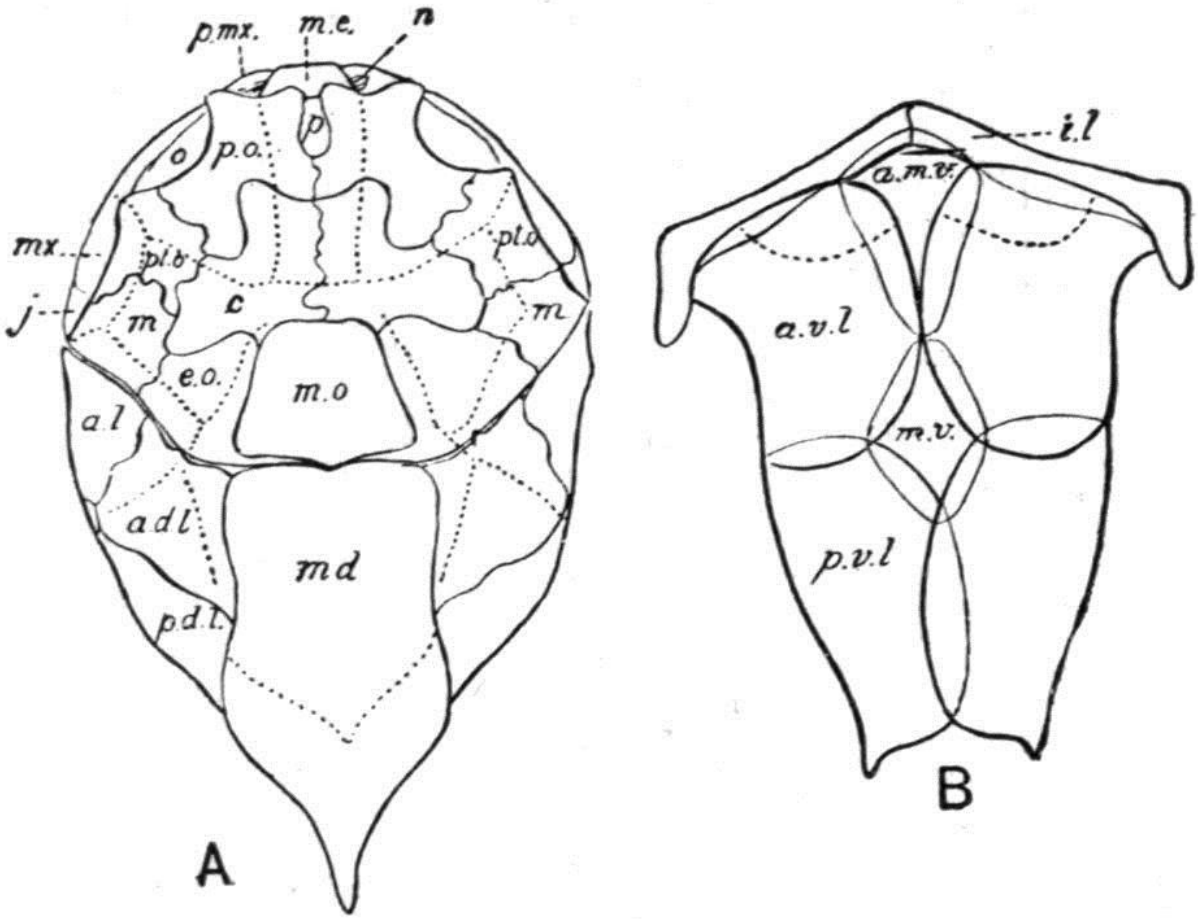

m
m
c
d.a.
e.m.
t
m
m
i.m
d.ar.
l.occ.
e.l.
p.d.l.
a.d.l.
p.m.d.
a.m.d
m.occ
pt.m
p.m
o.
o.
p.d.l.
a.d.l.
e.l
A
t
m
m
i.m
d.a.r
ag.
c
d.a
m
m
e.m


a.m.d.
p.m.d.
m.occ.
a.d.l.
p d.l.
p m.
e.l.
a.v.l.
p.v.l.
B

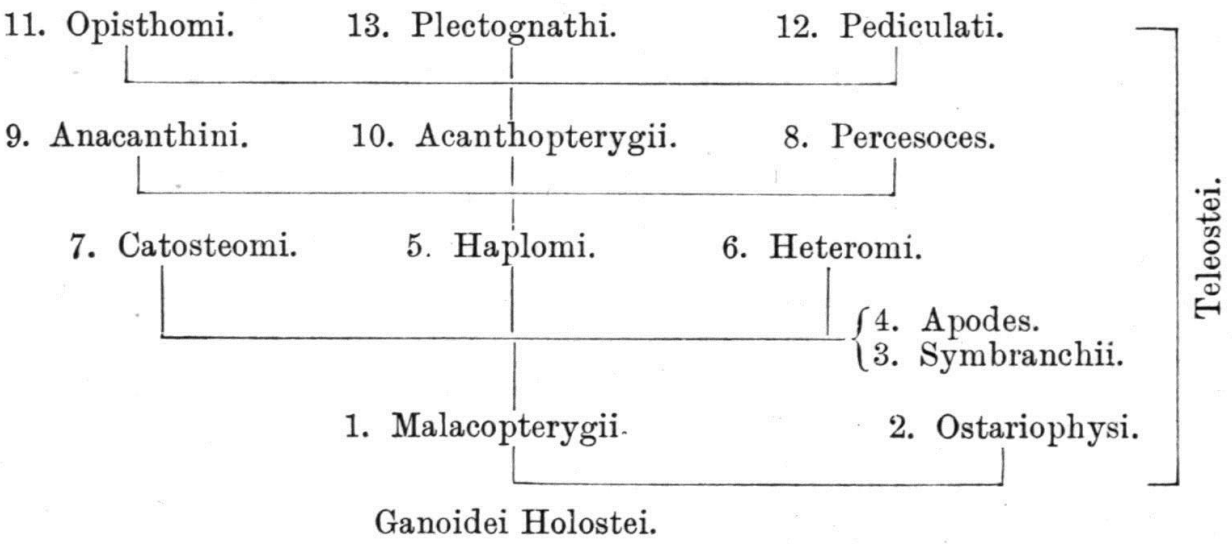
back



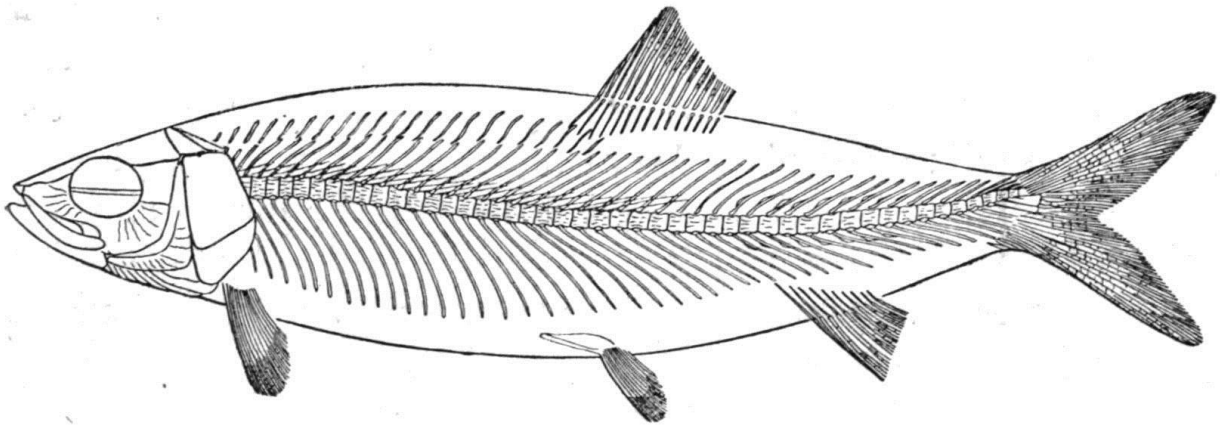
back


p.mx.
m.e.
n
o
p.o.
p
mx
pl.b
pl.a
j
m
c
m
e.o.
m.o
a.l
adl
md
pd.l.
A
i.l
a.m.v.
a.v.l
m.v.
p.v.l
B

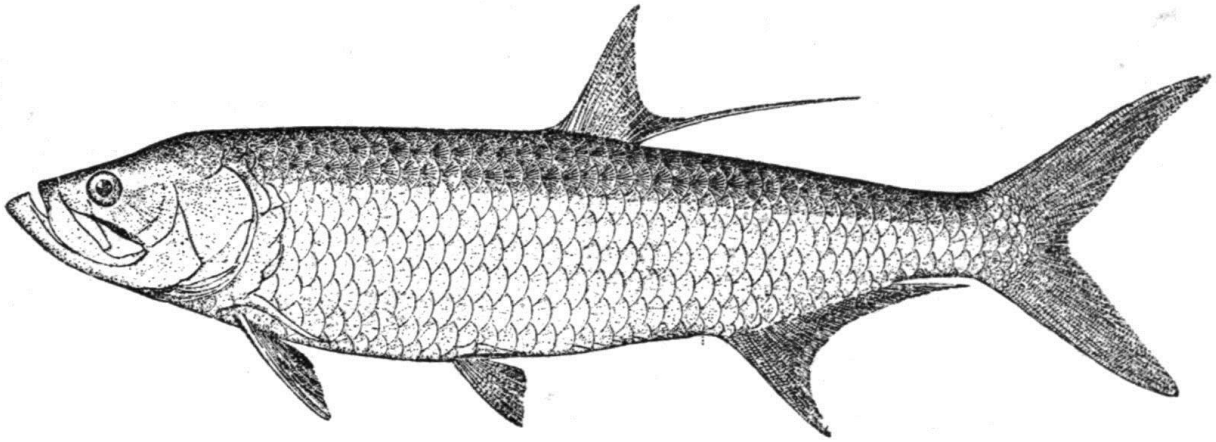
back


11. Opisthomi.
13. Plectognathi.
12. Pediculati.
9. Anacanthini.
10. Acanthopterygii.
8. Percesoces.
7. Catosteomi.
5. Haplomi.
6. Heteromi.
4. Apodes.
3. Symbranchii.
1. Malacopterygii.
2. Ostariophysi.
Teleostei.
Ganoidei Holostei.

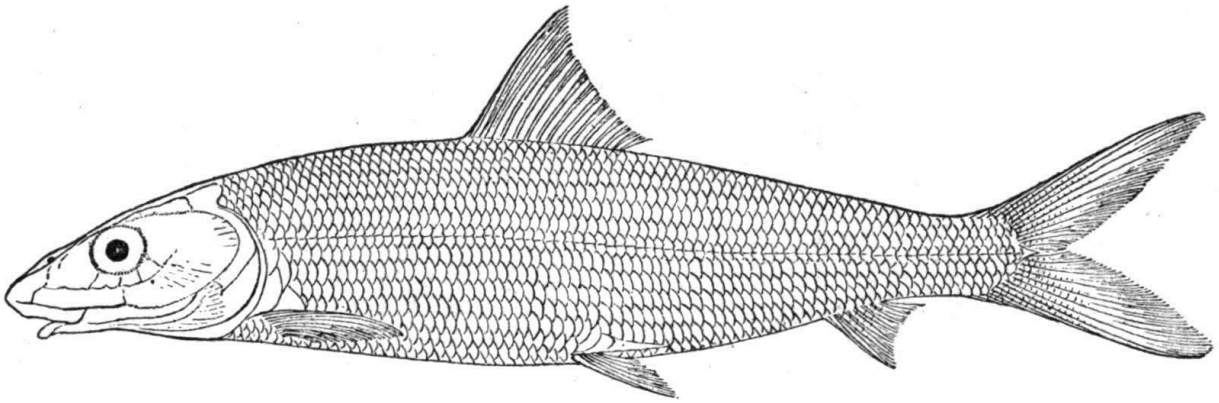
back



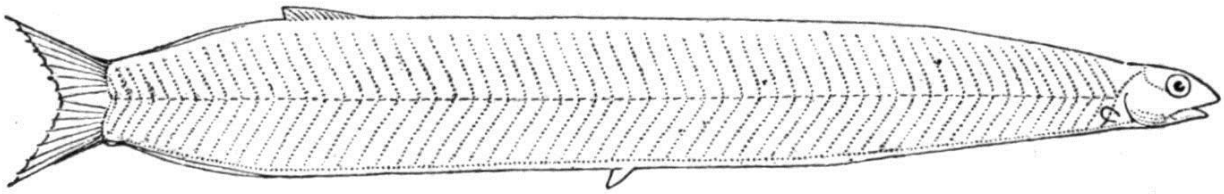
back



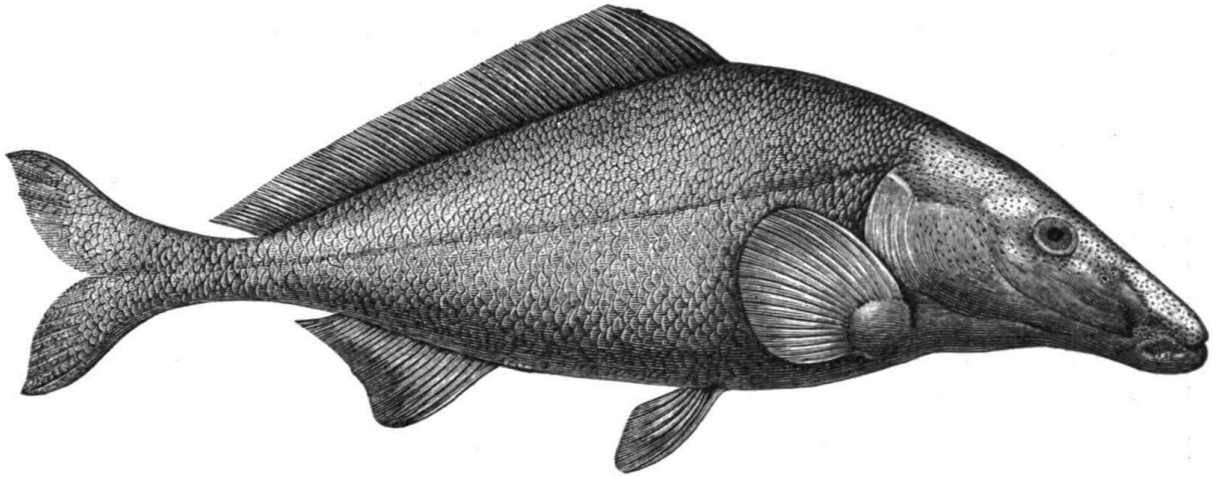
back



back



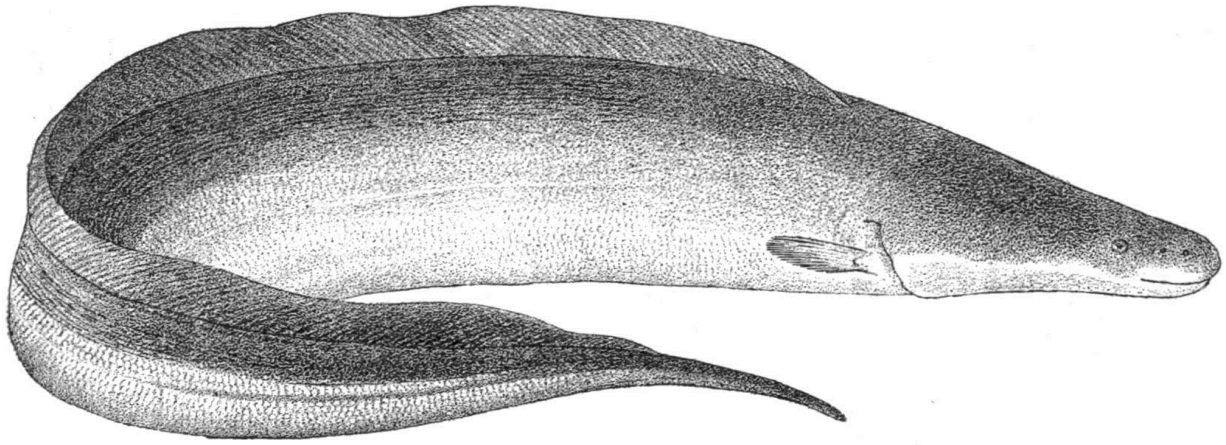
back



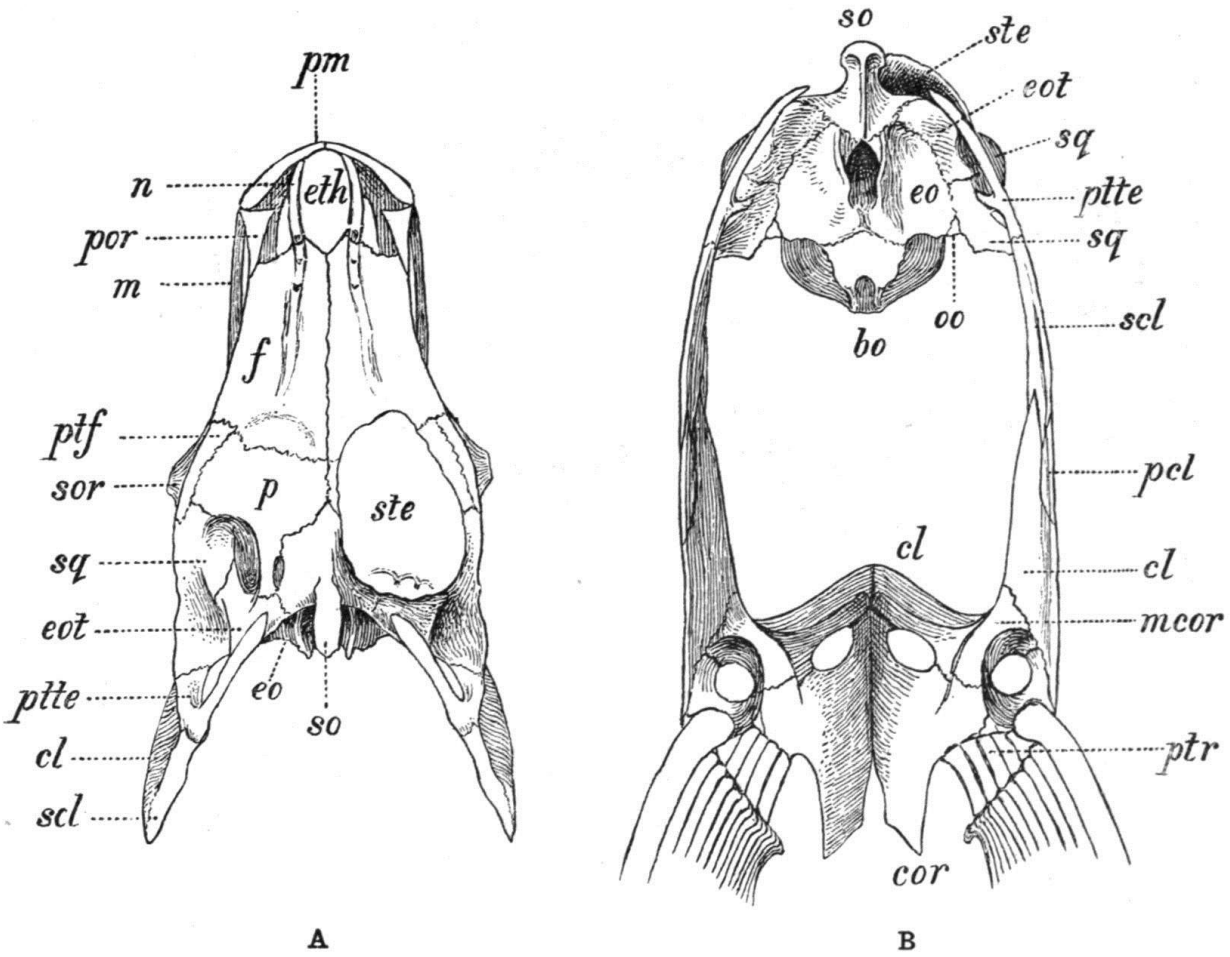
back

back

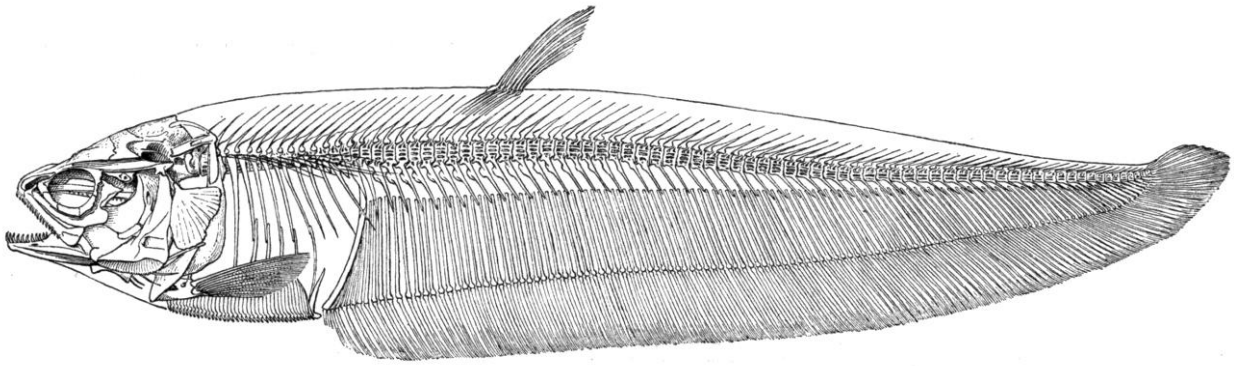
back



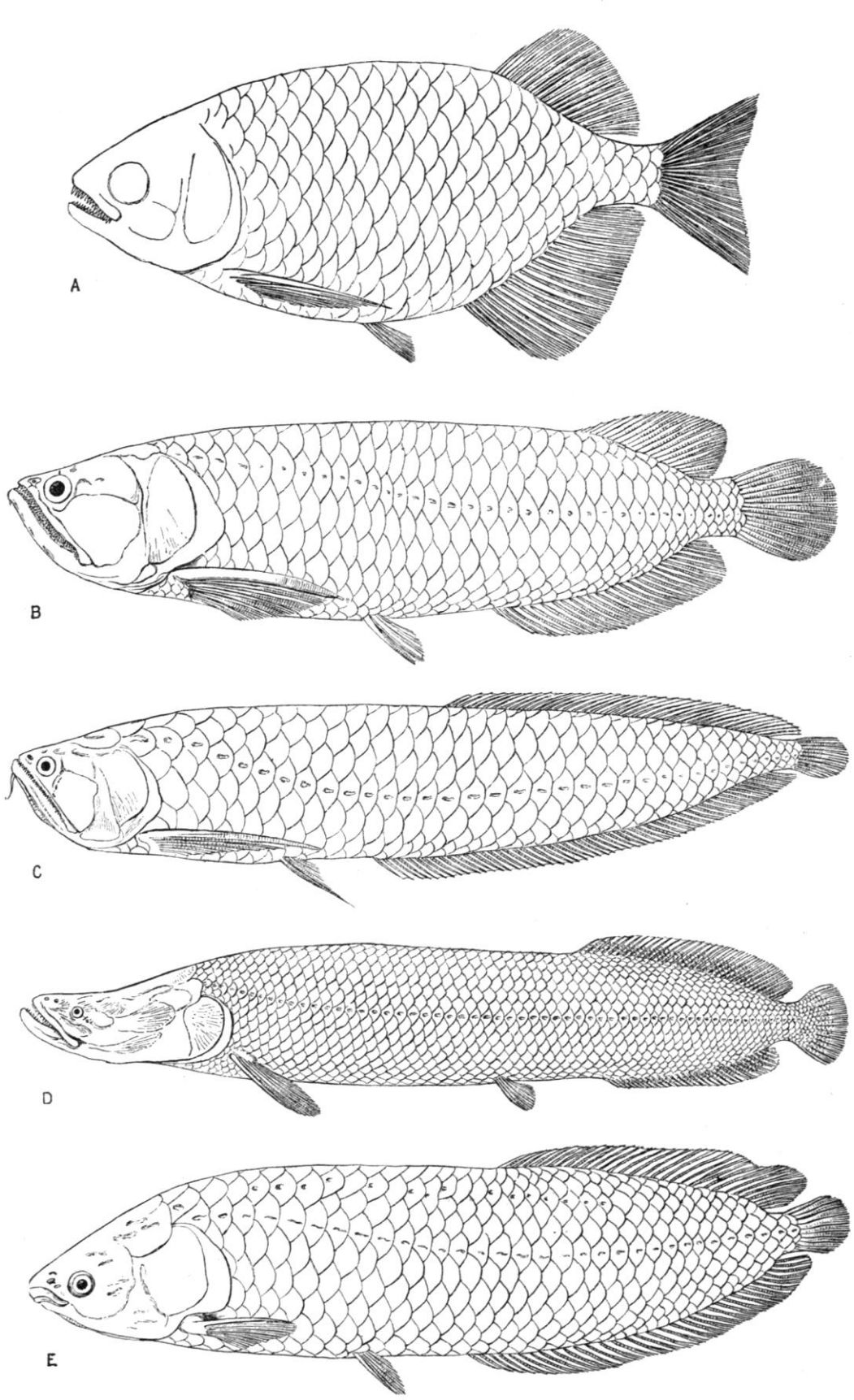
back


pm
n
eth
por
m
f
ptf
sor
p
ste
sq
eot
ptte
eo
so
cl
scl
A
so
ste
eot
sq
ptte
eo
sq
scl
oo
bo
pcl
cl
cl
mcor
ptr
cor
B

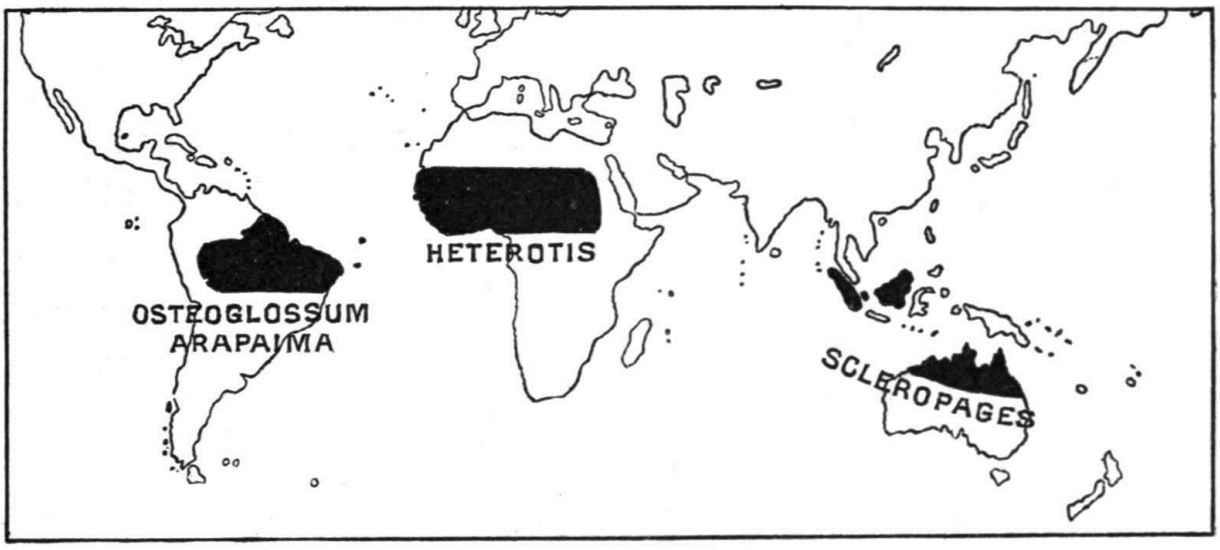
back



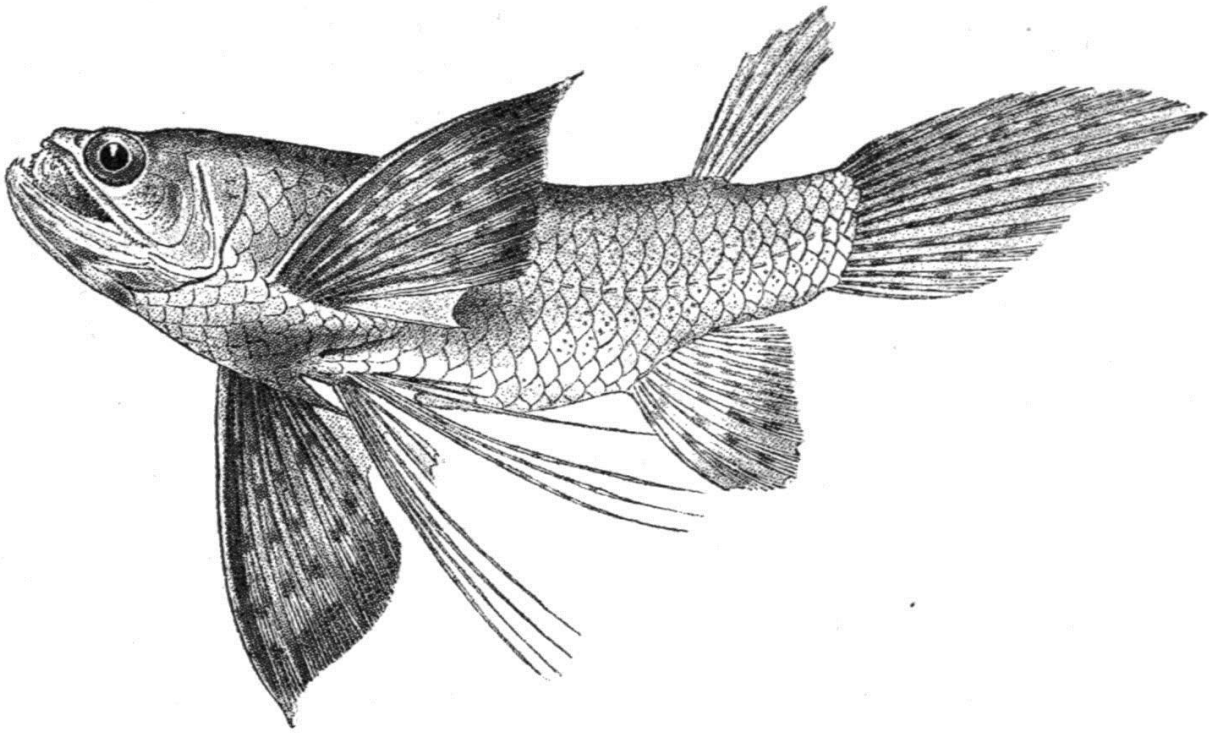
back



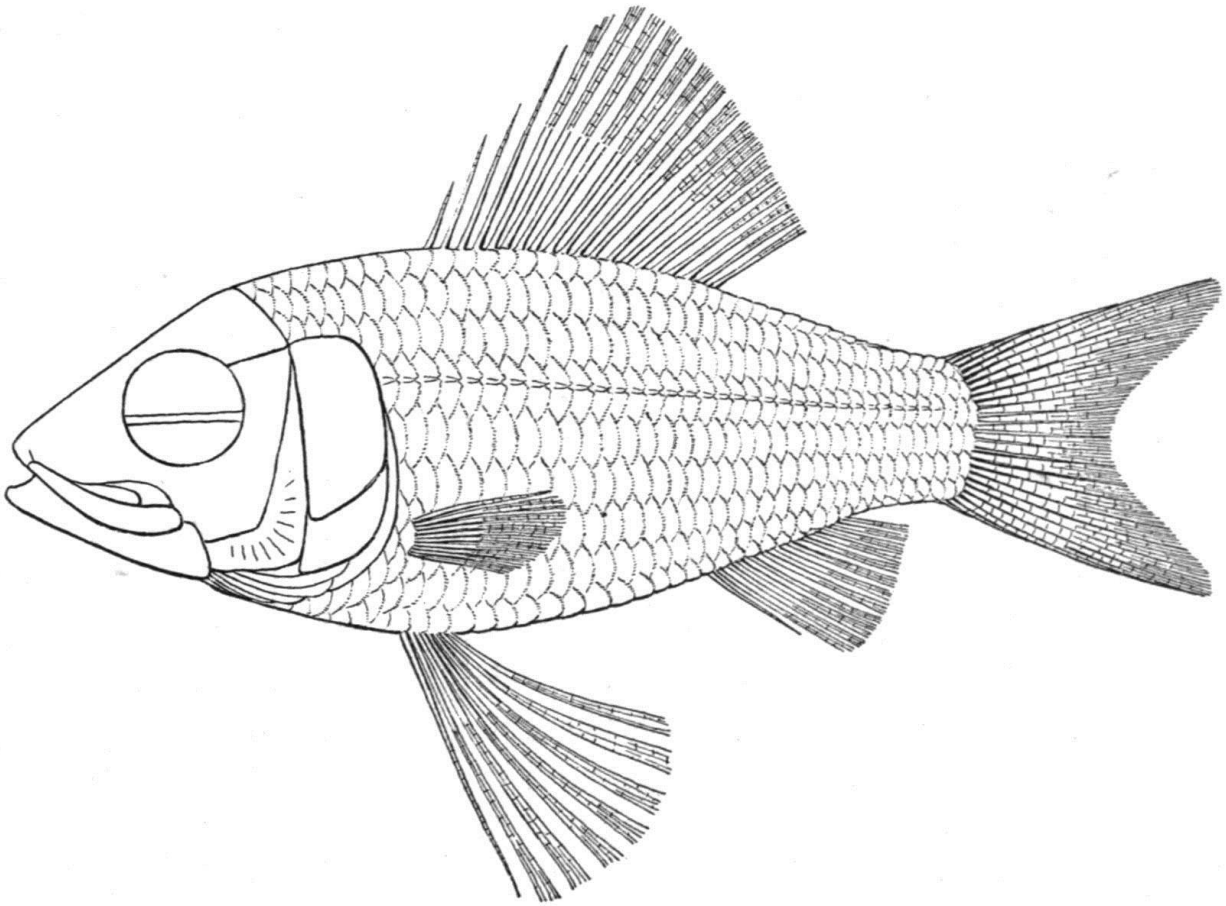
back



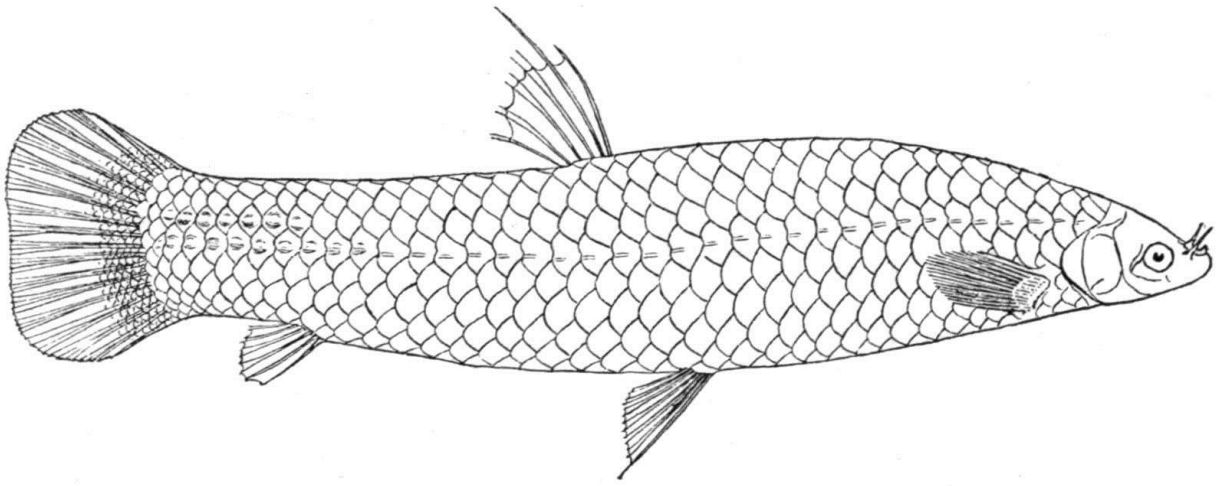
back



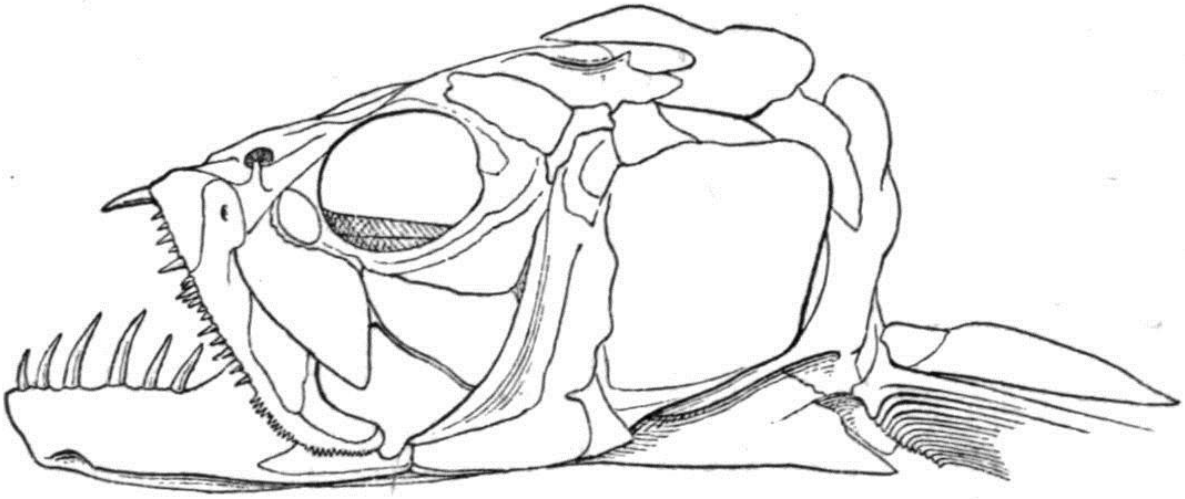
back



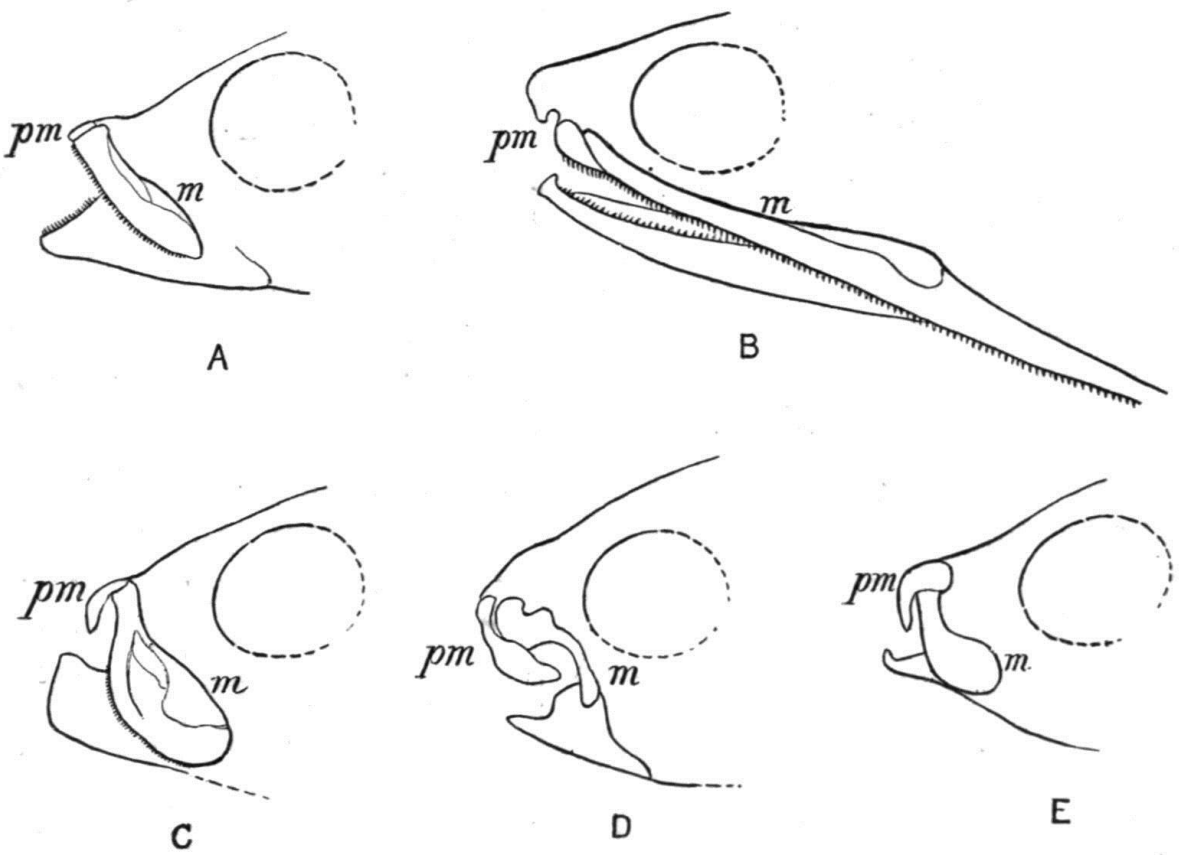
back



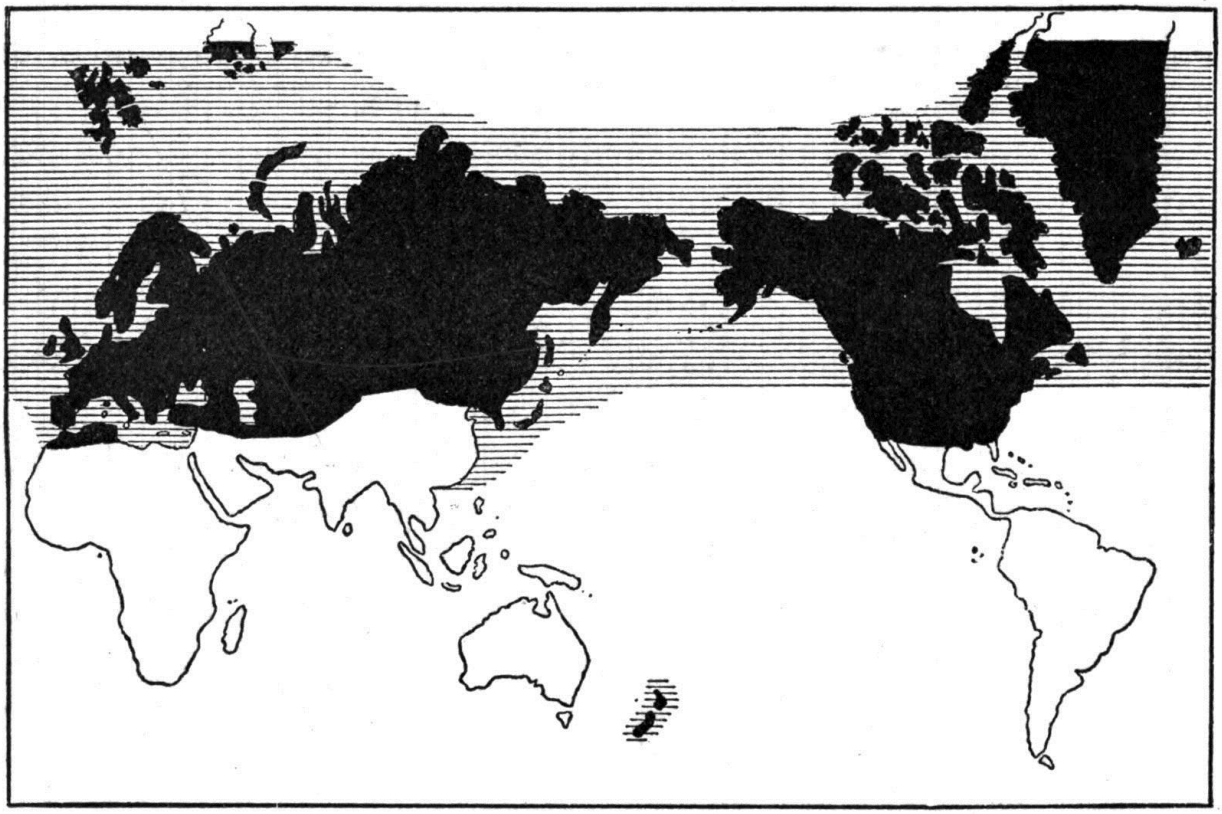
back



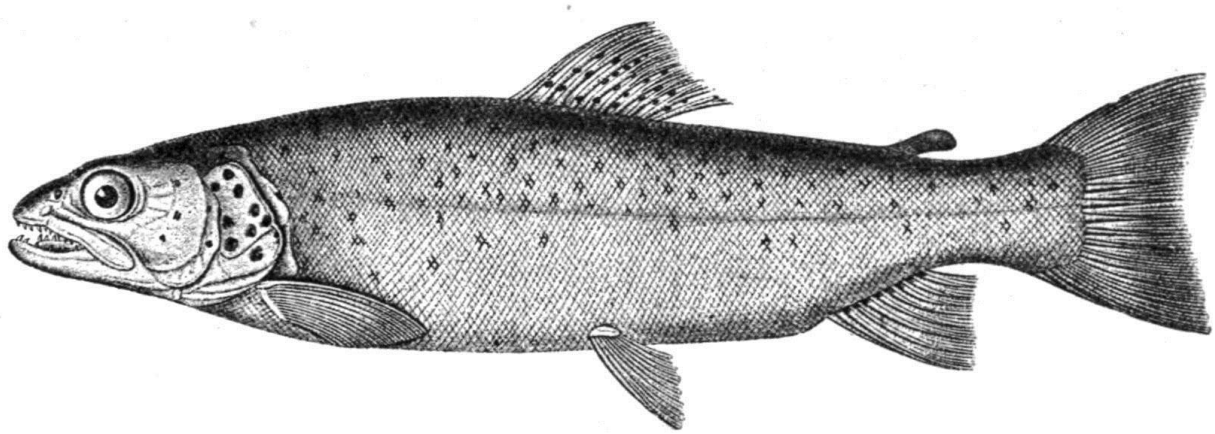
back



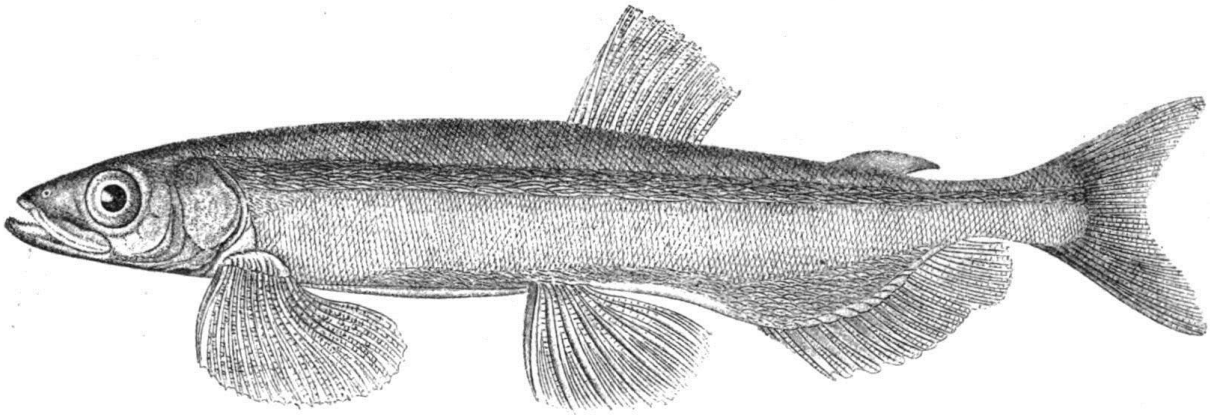
back



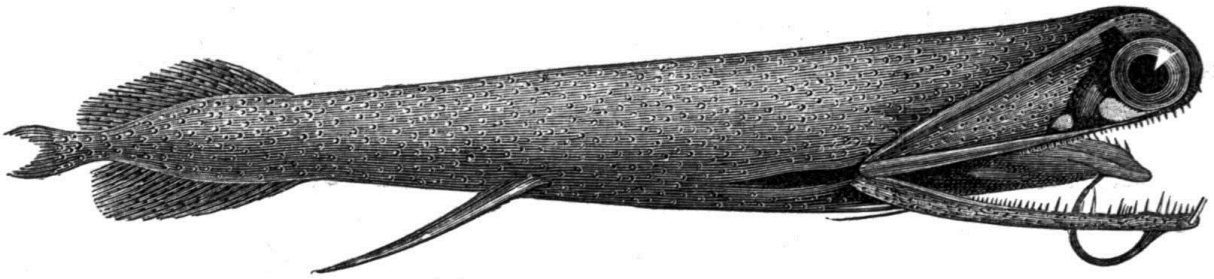
back



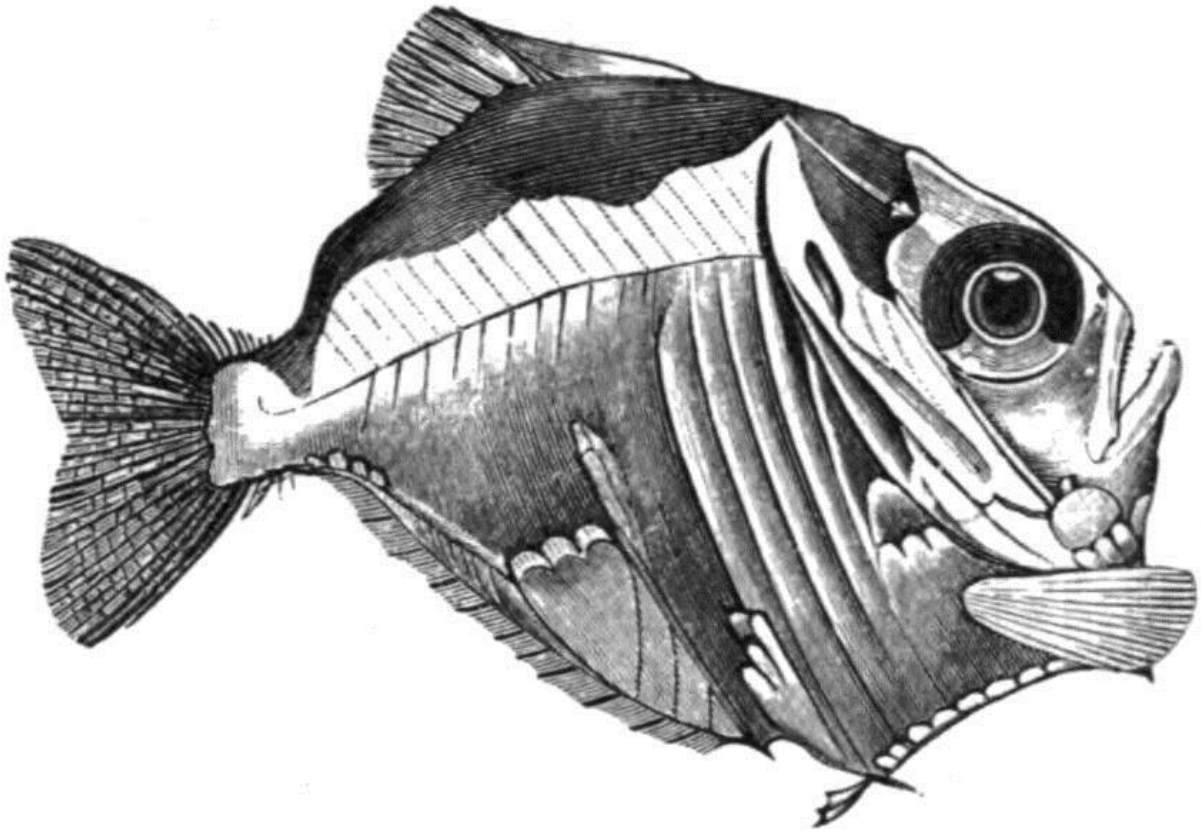
back



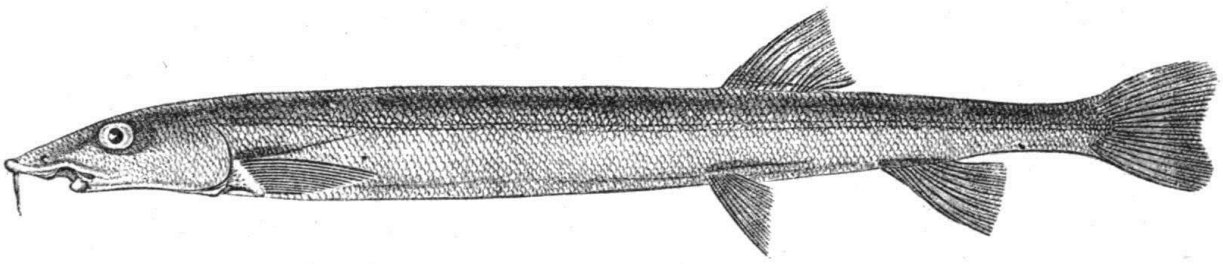
back



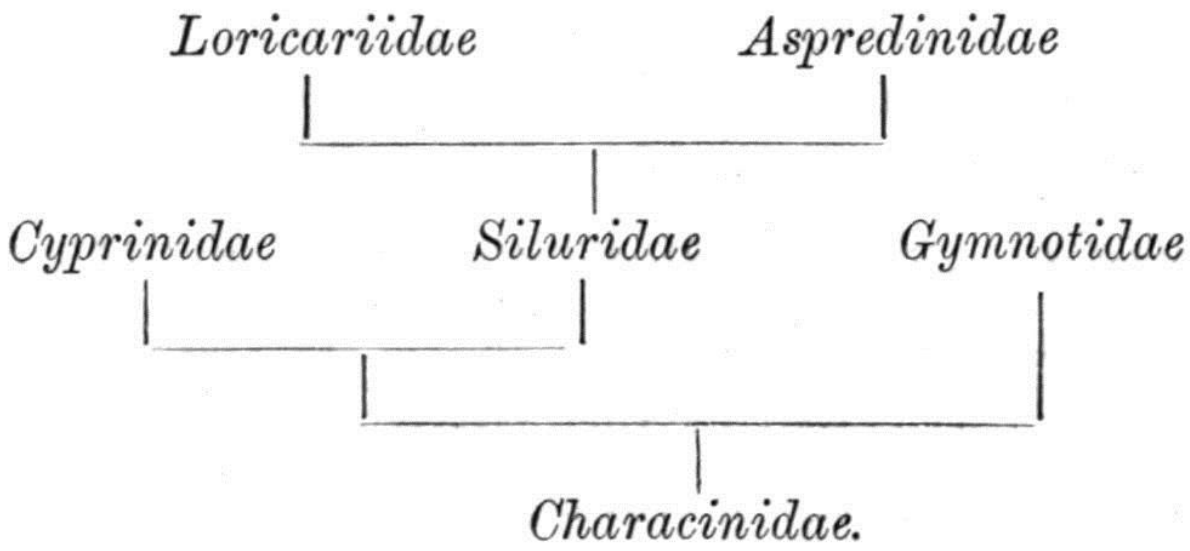
back



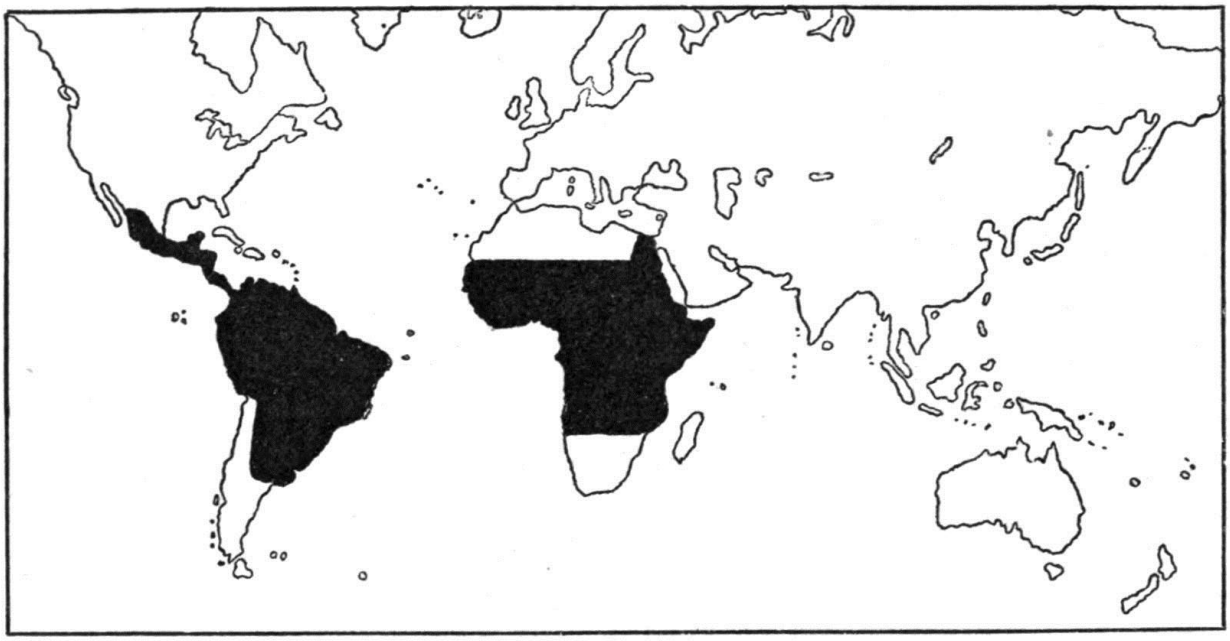
back



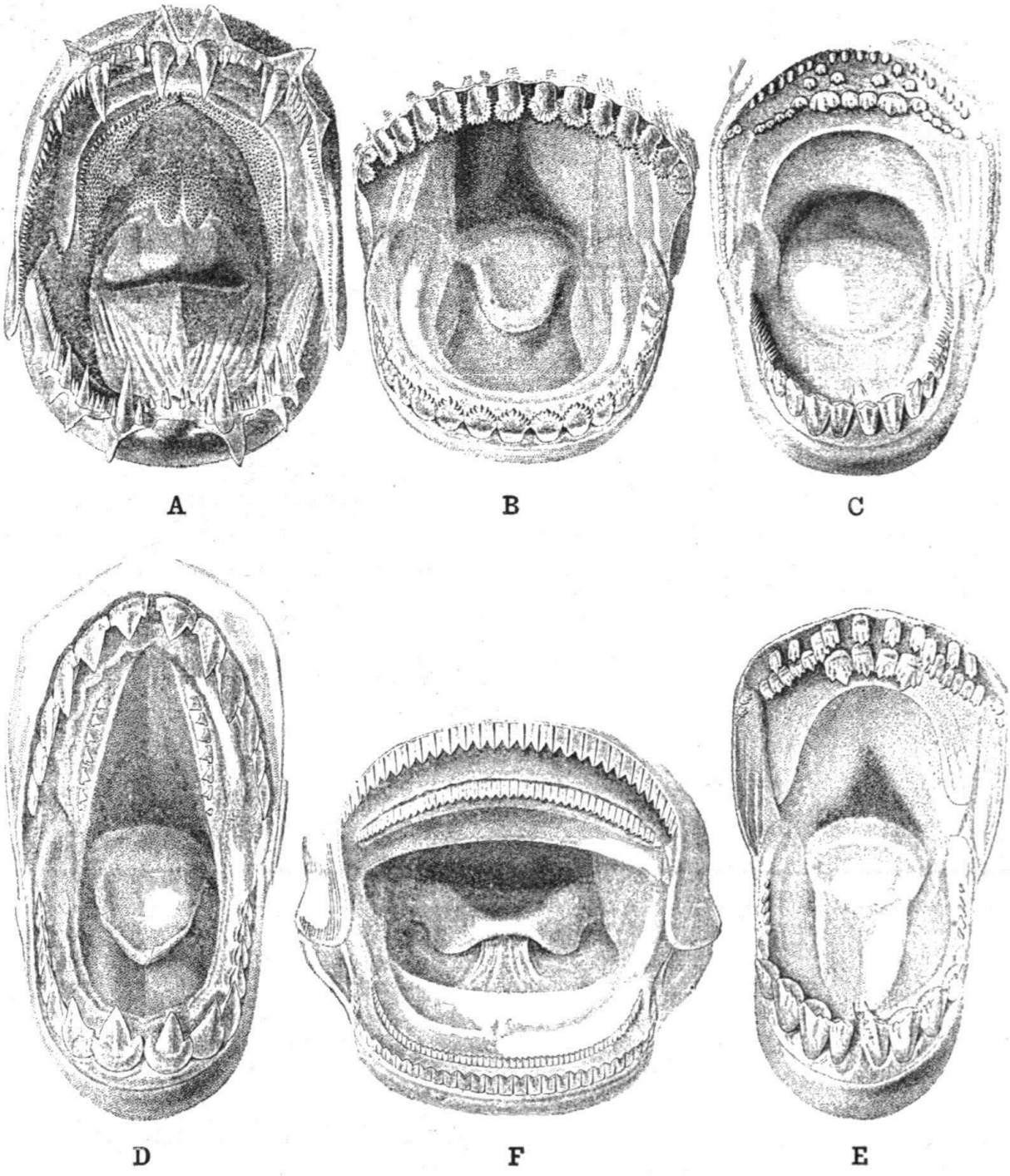
back


Loricariidae
Aspredinidae
Cyprinidae
Siluridae
Gymnotidae
Characinidae.

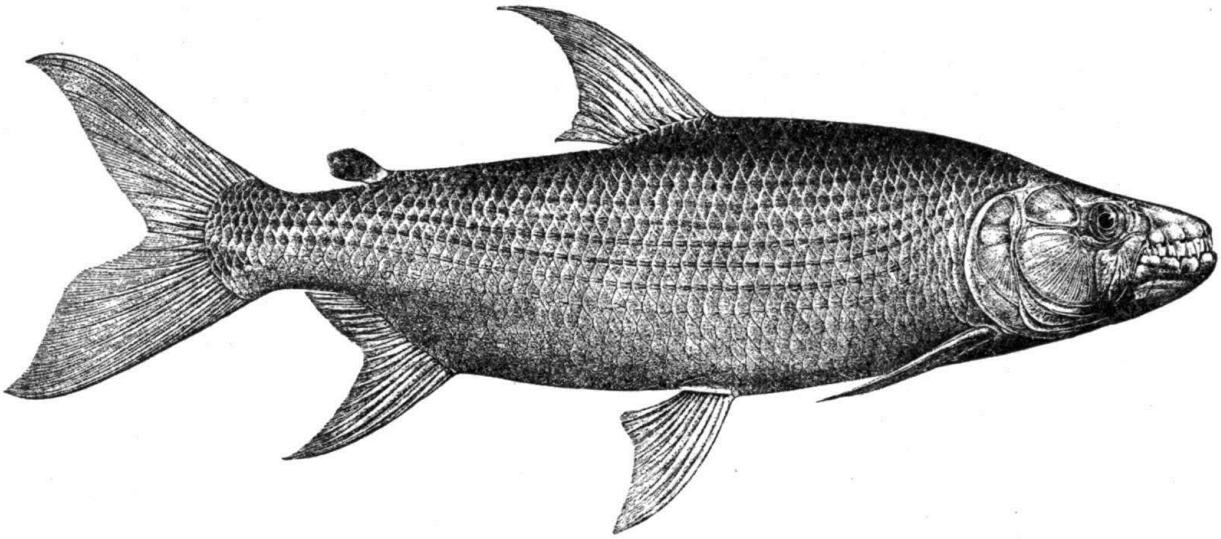
back



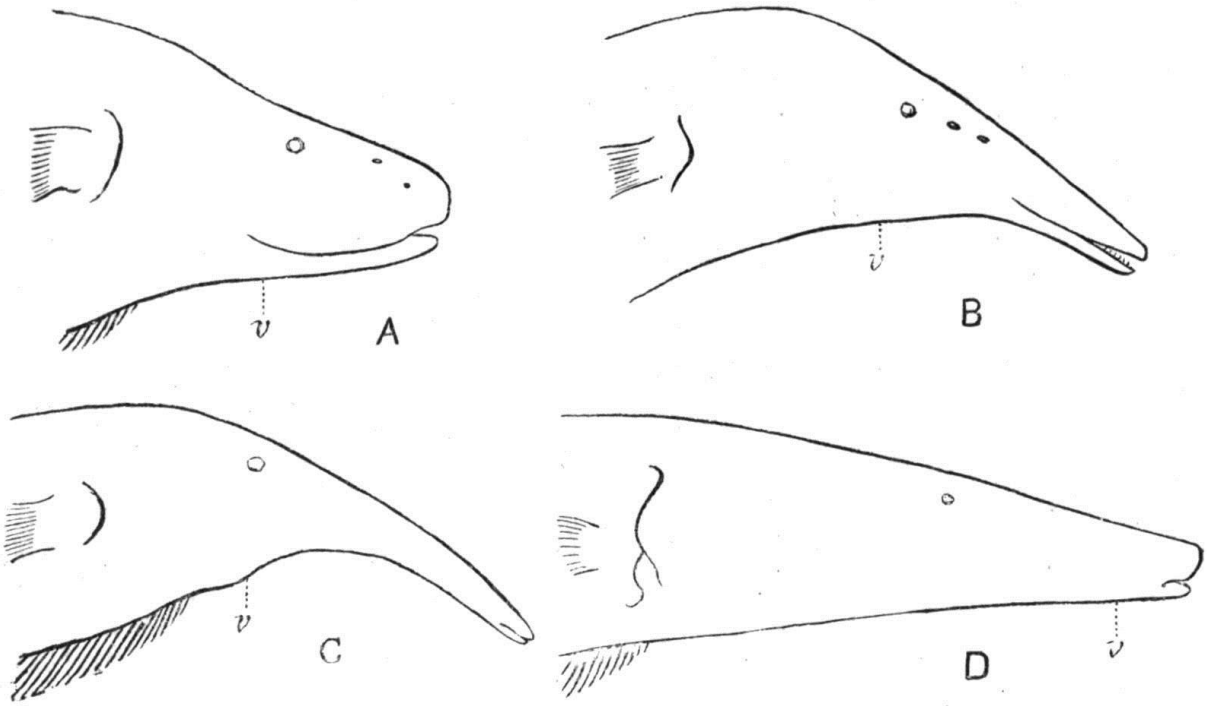
back



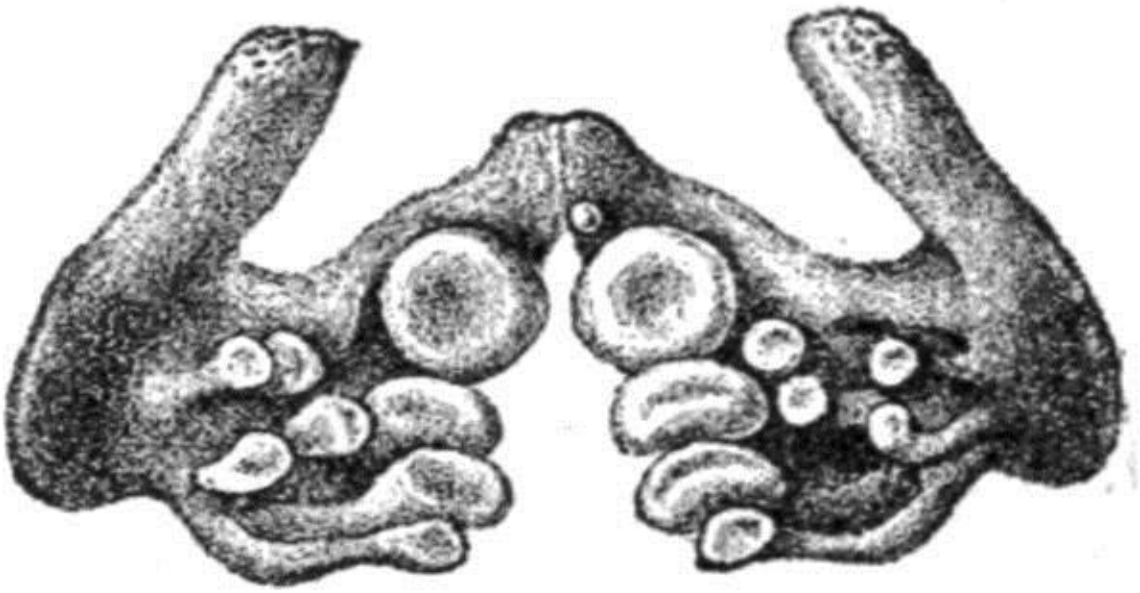
back



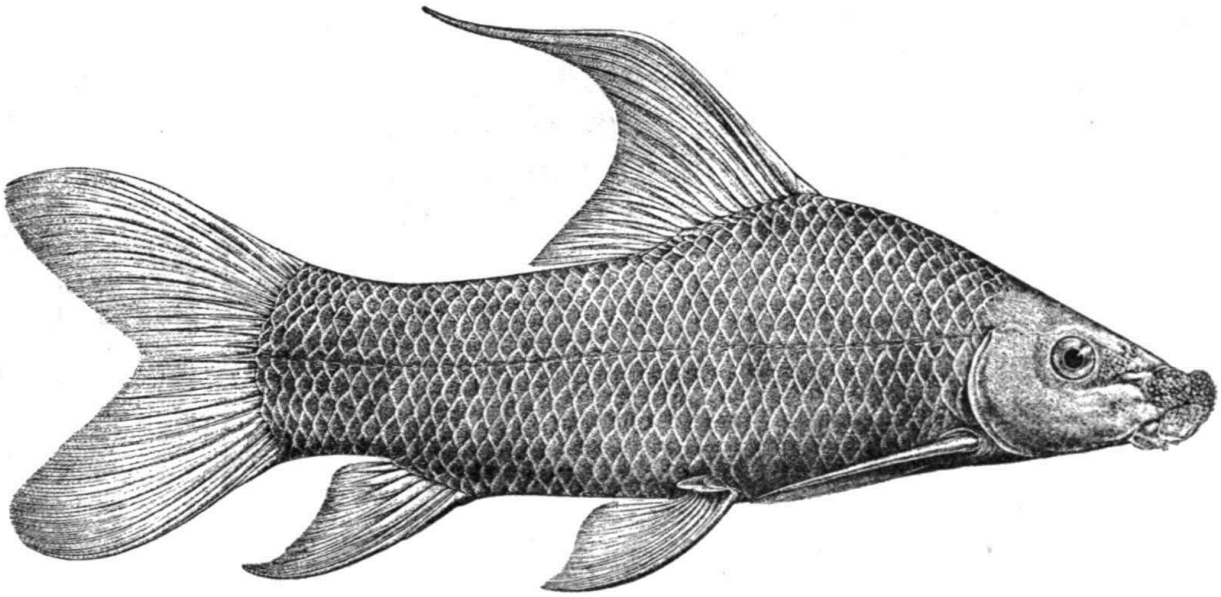
back



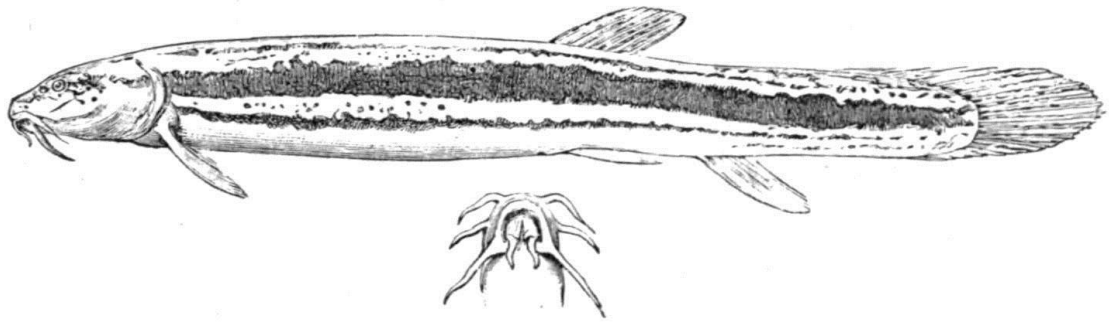
back



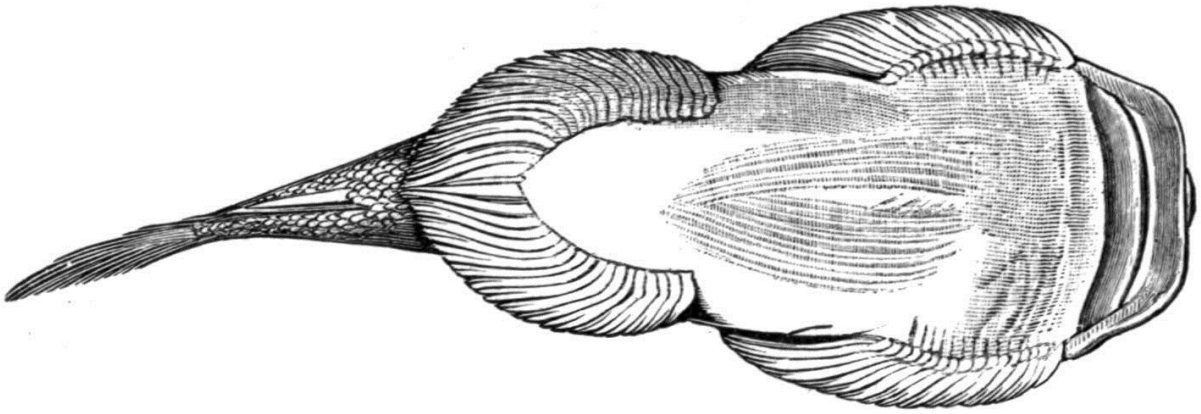
back



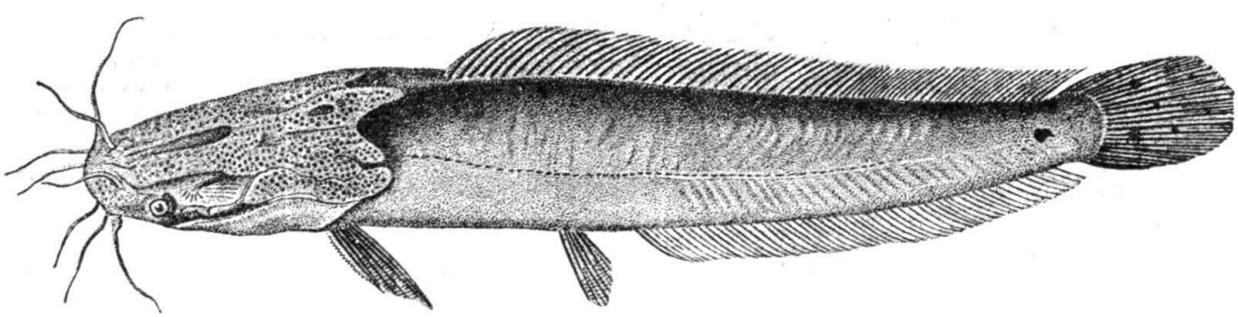
back



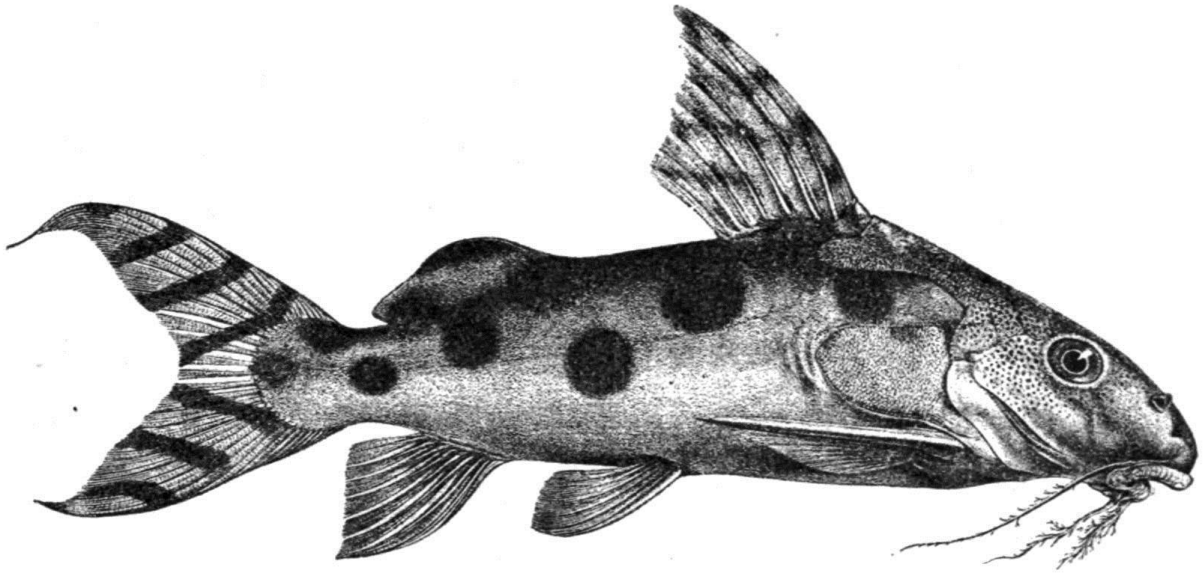
back



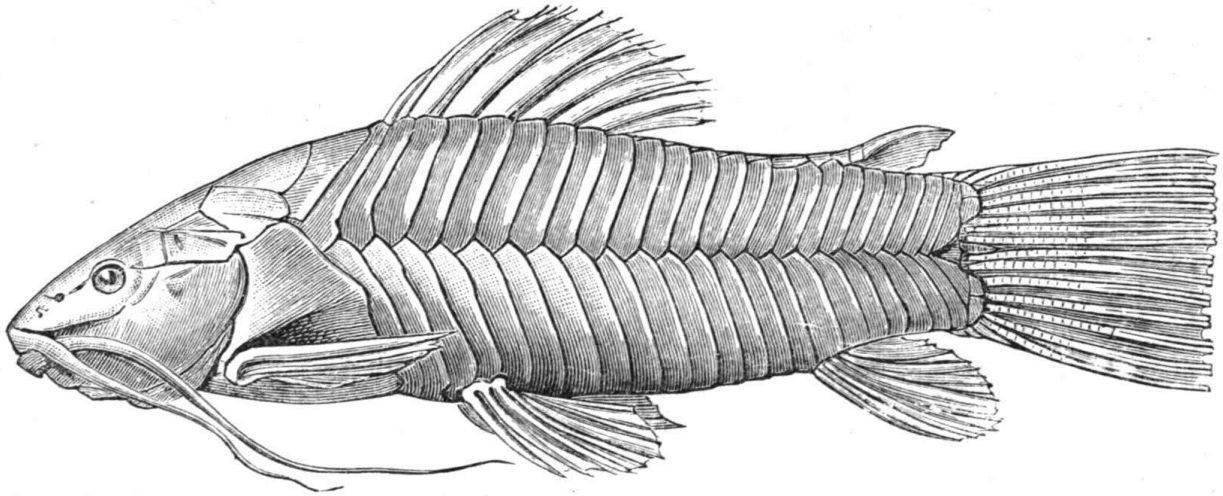
back



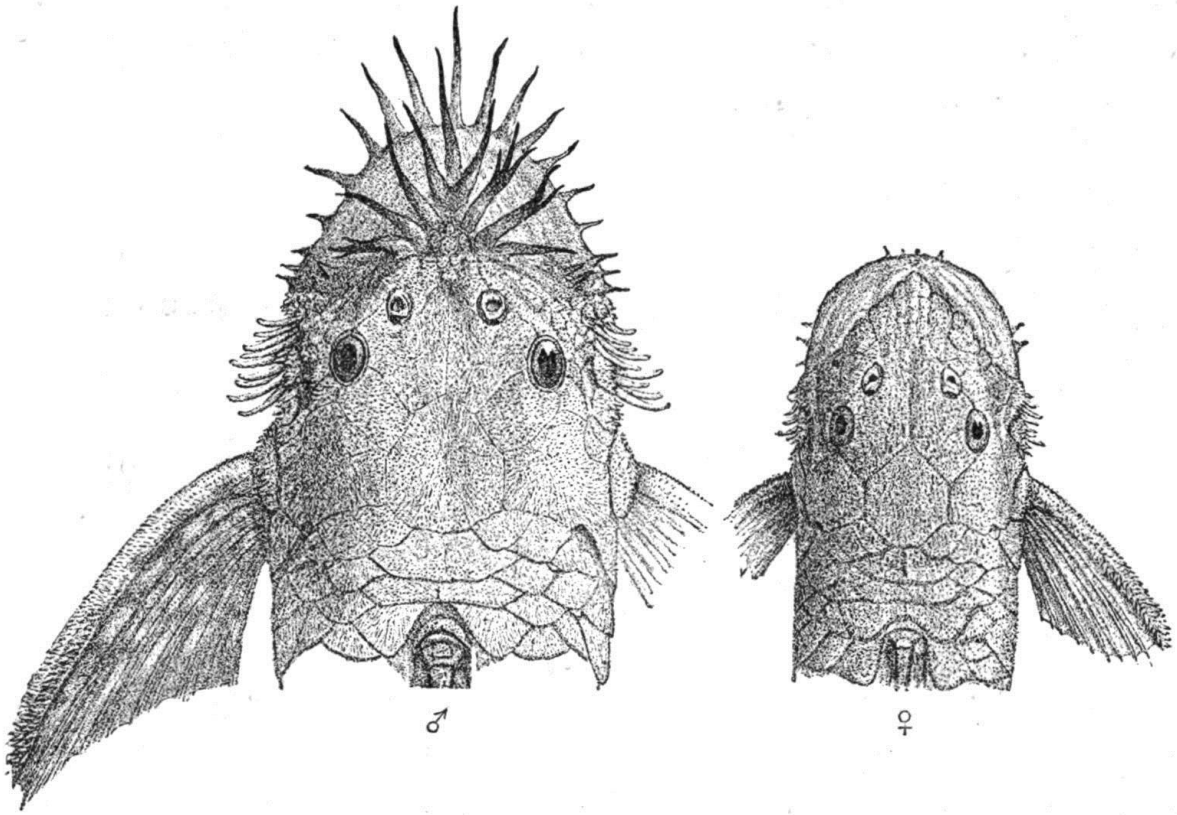
back



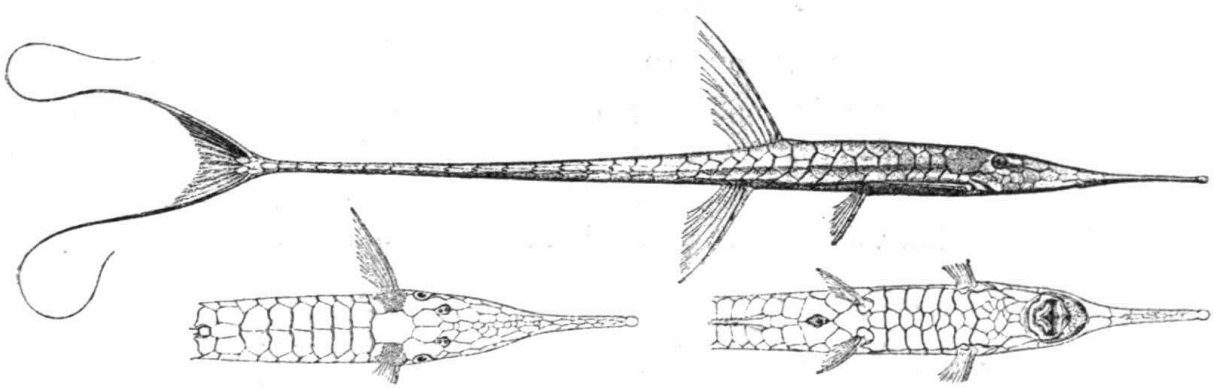
back



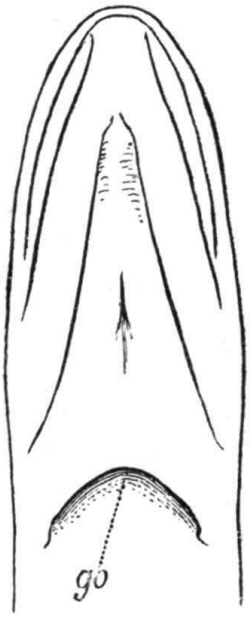
back

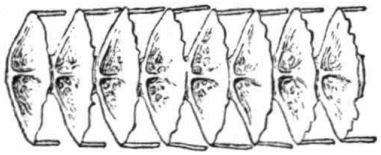


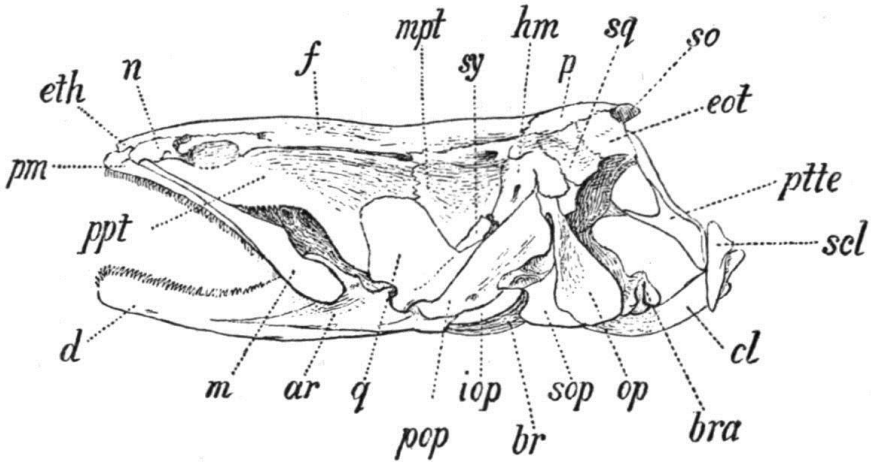
back



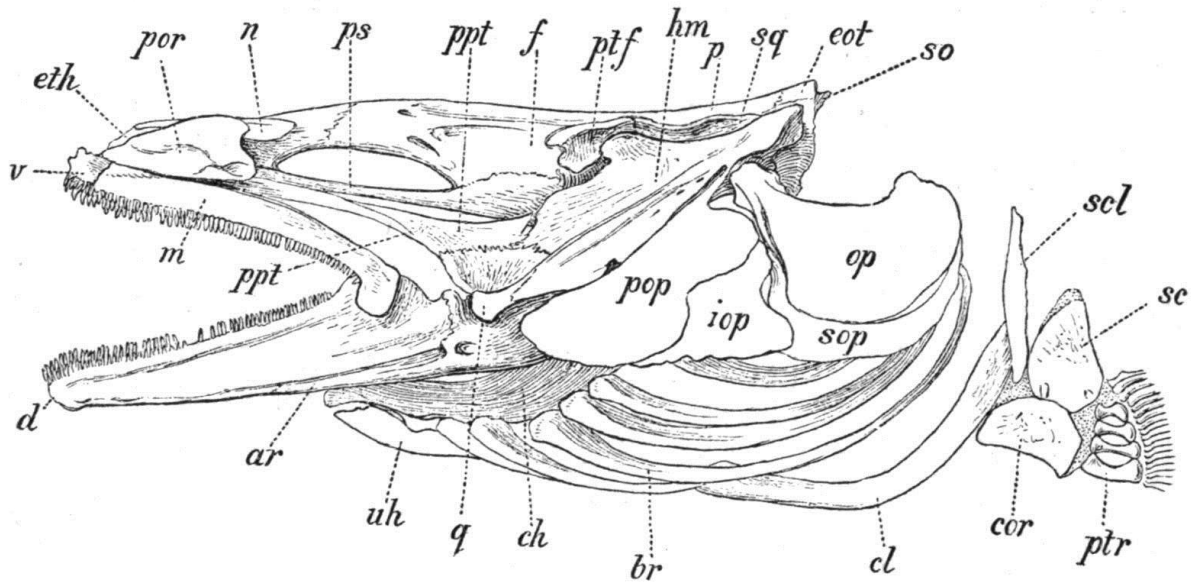
back


go

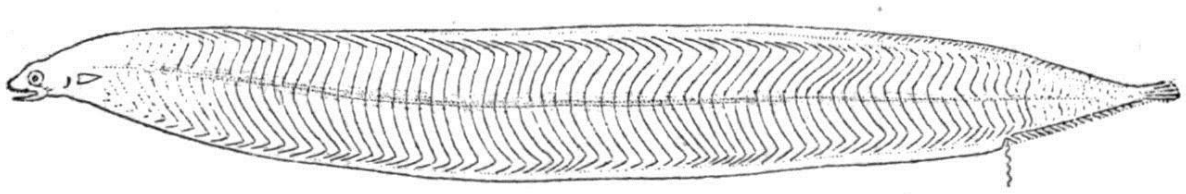



mpt
hm
sq
so
f
sy
p
n
eth
eot
pm
ptte
ppt
scl
d
cl
m
ar
q
iop
sop
op
bra
pop
br

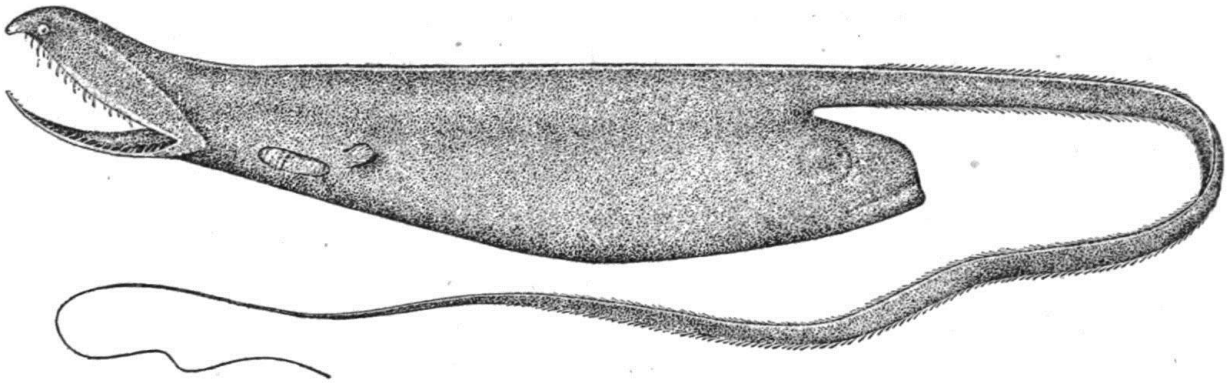
back


por
n
ps
ppt
f
ptf
hm
p
sq
eot
so
eth
v
m
ppt
pop
op
iop
sop
scl
sc
d
ar
uh
q
ch
br
cl
cor
ptr

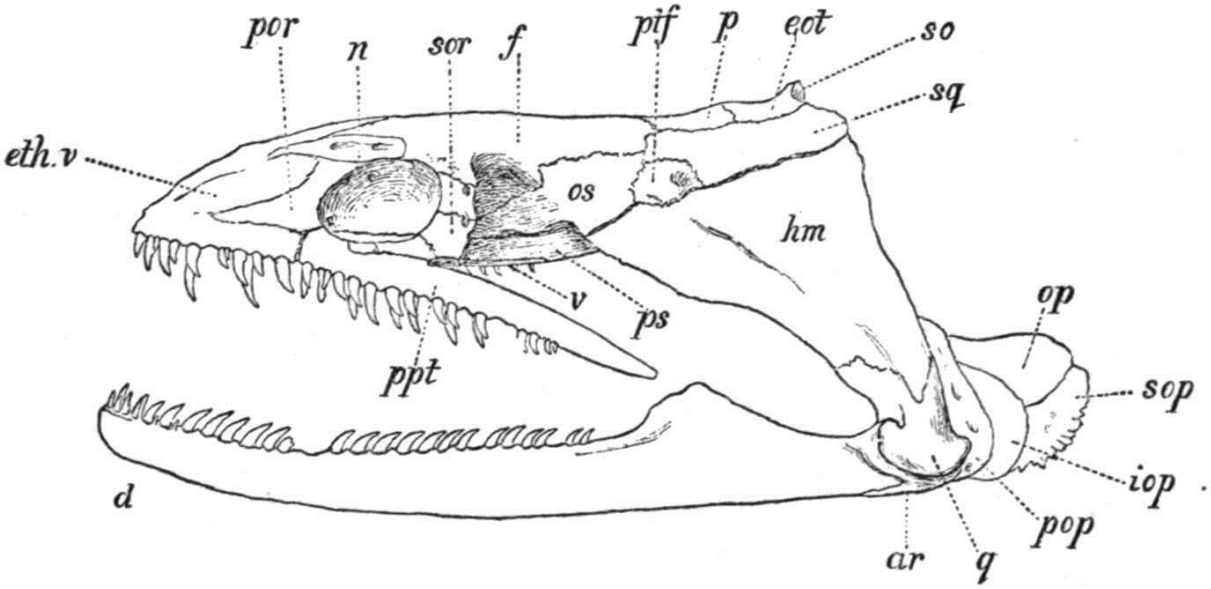
back



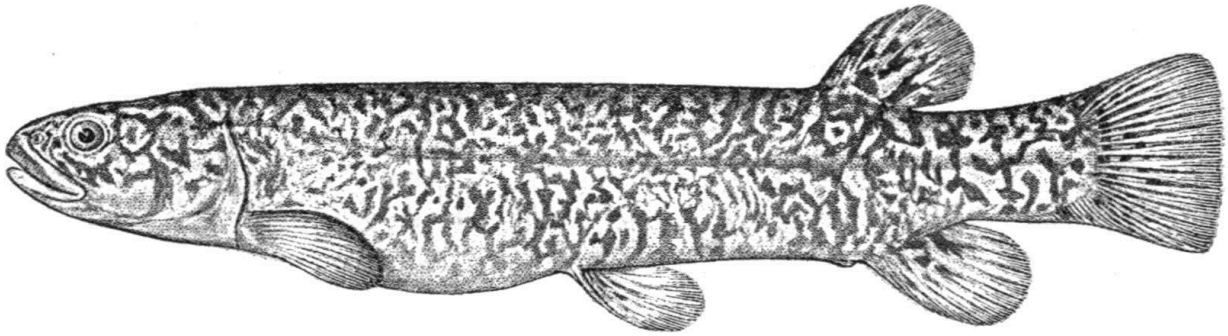
back



back

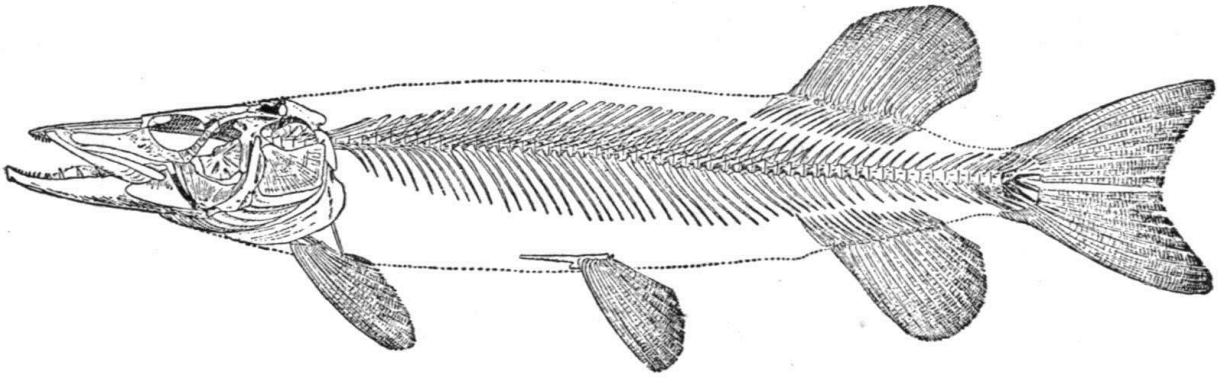


back

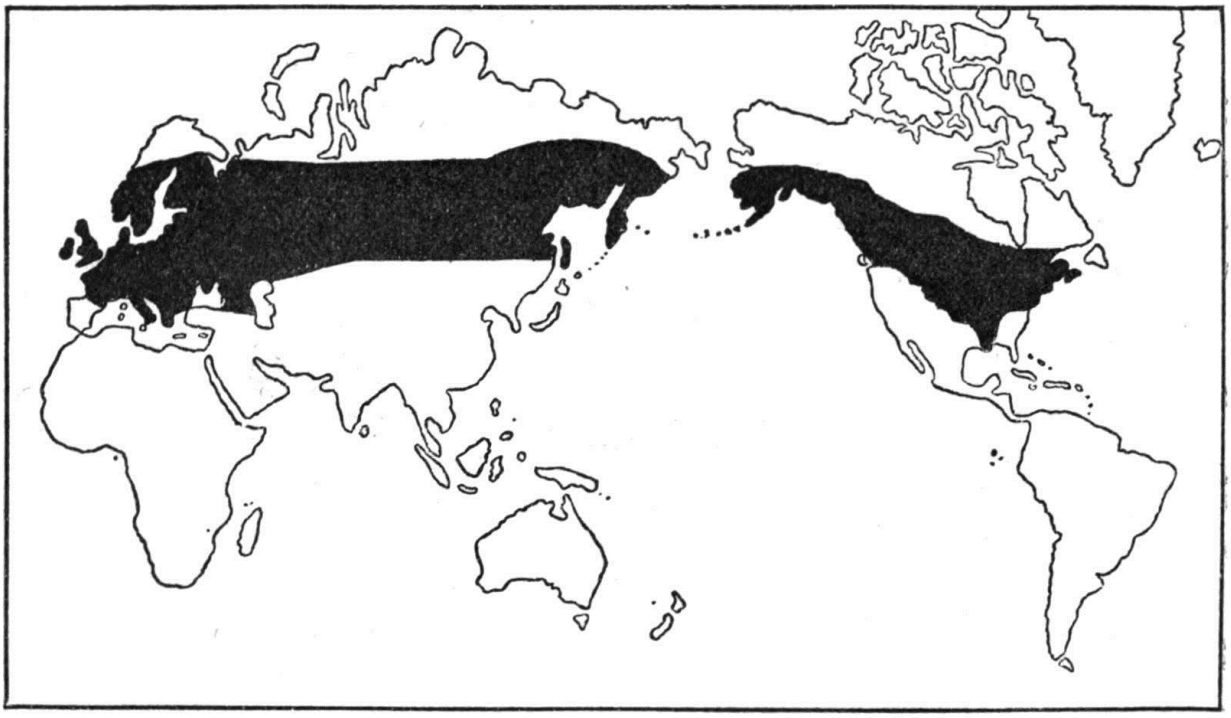


back

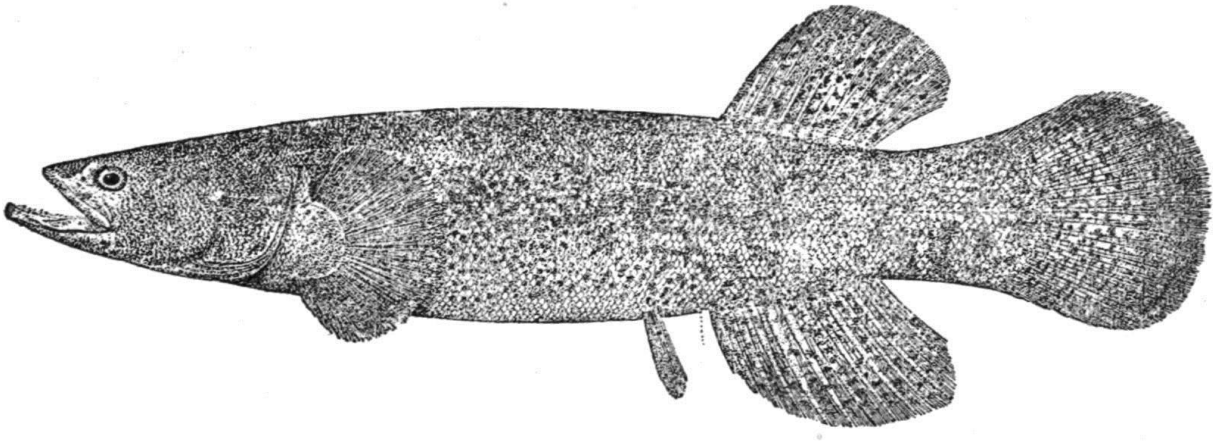
back



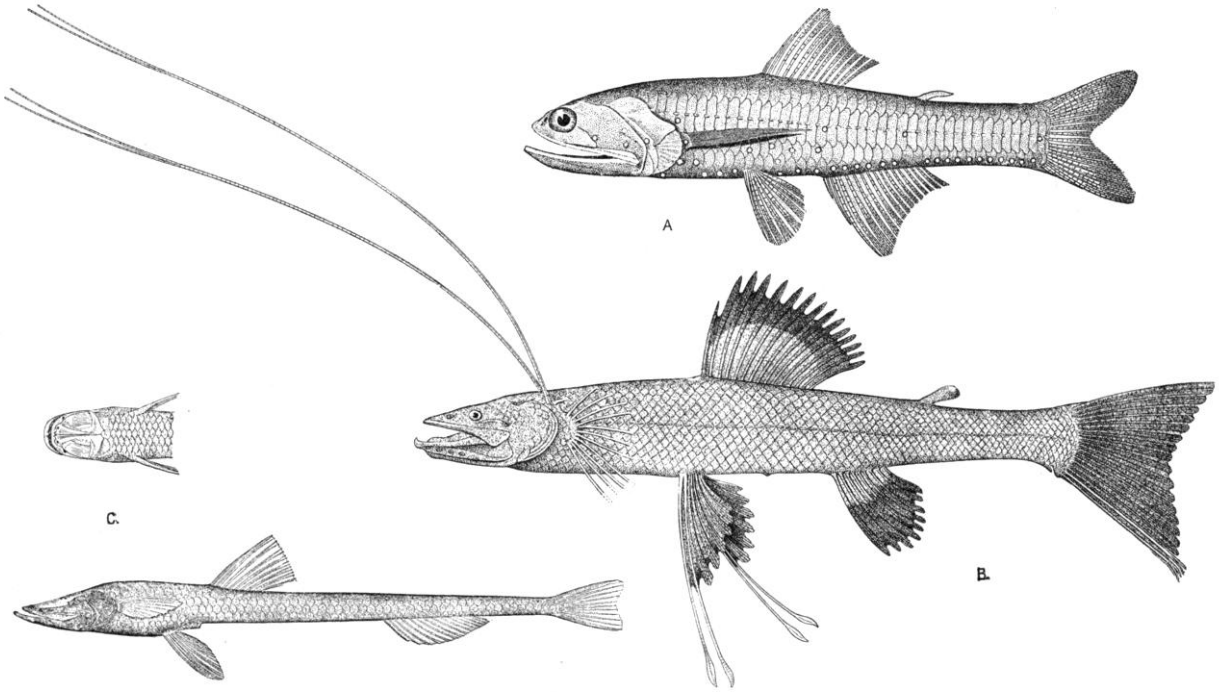
back



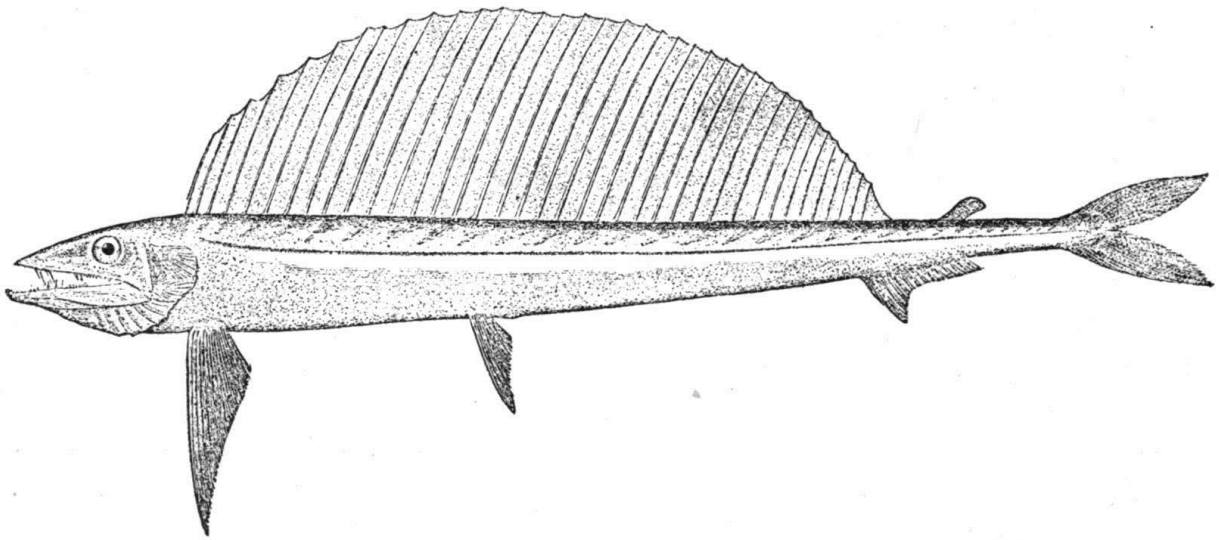
back



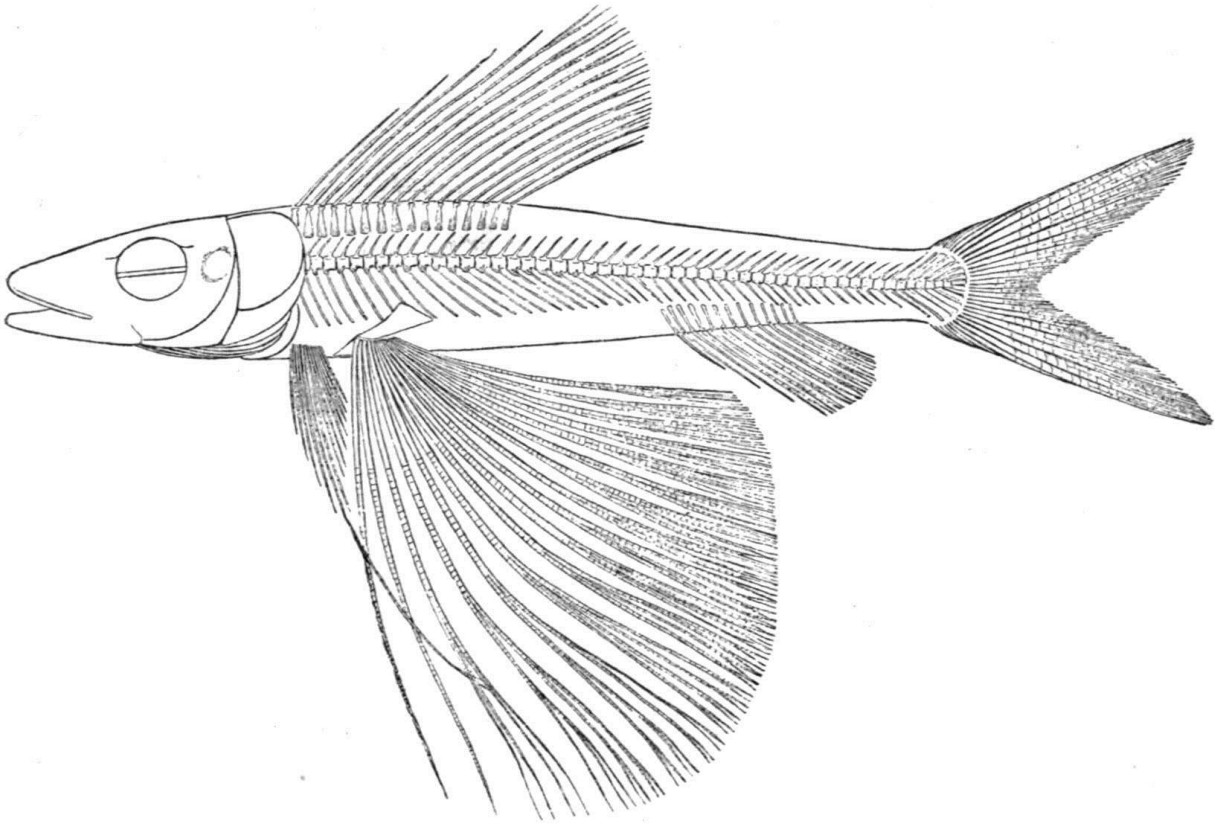
back



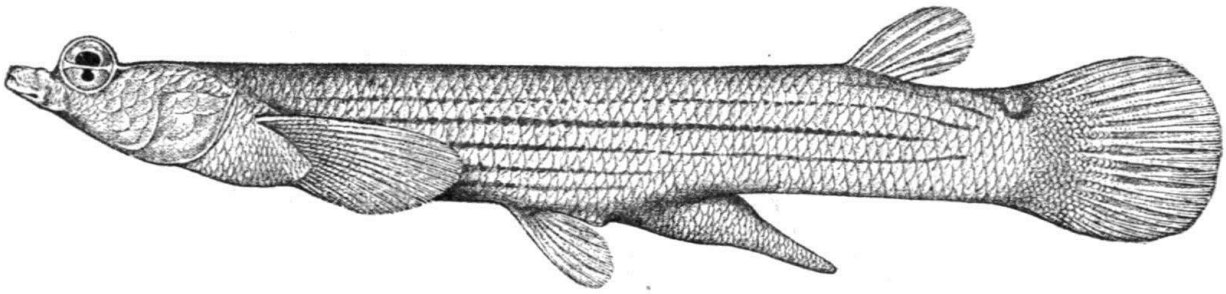
back



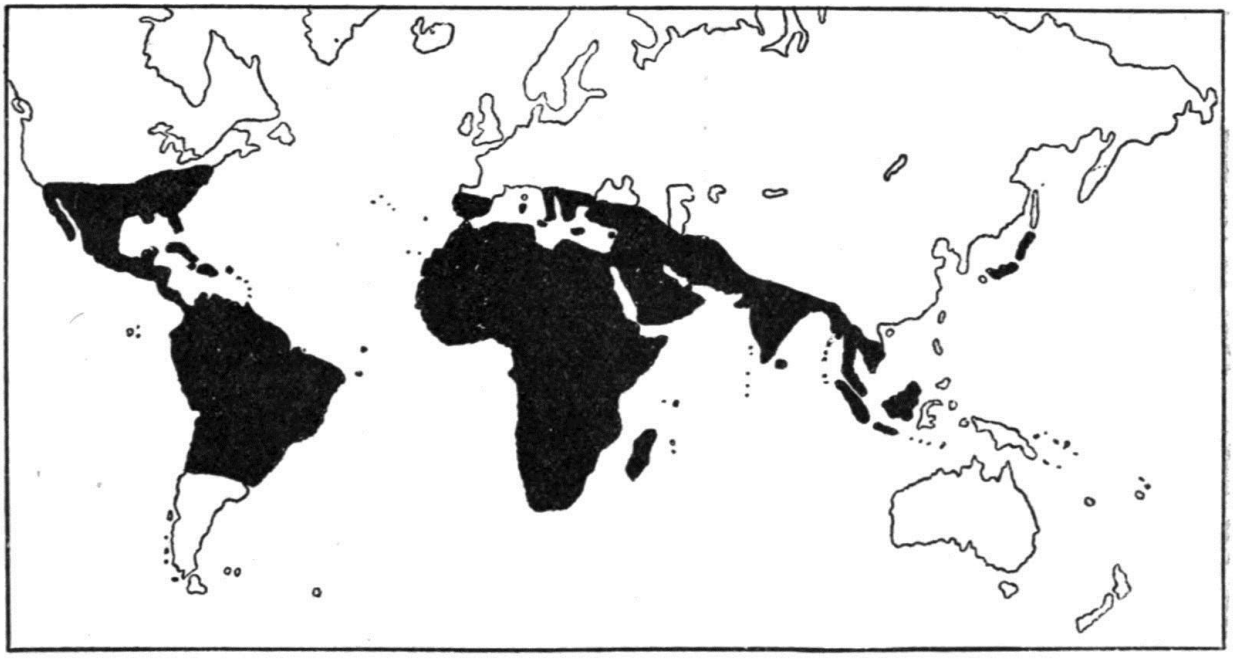
back



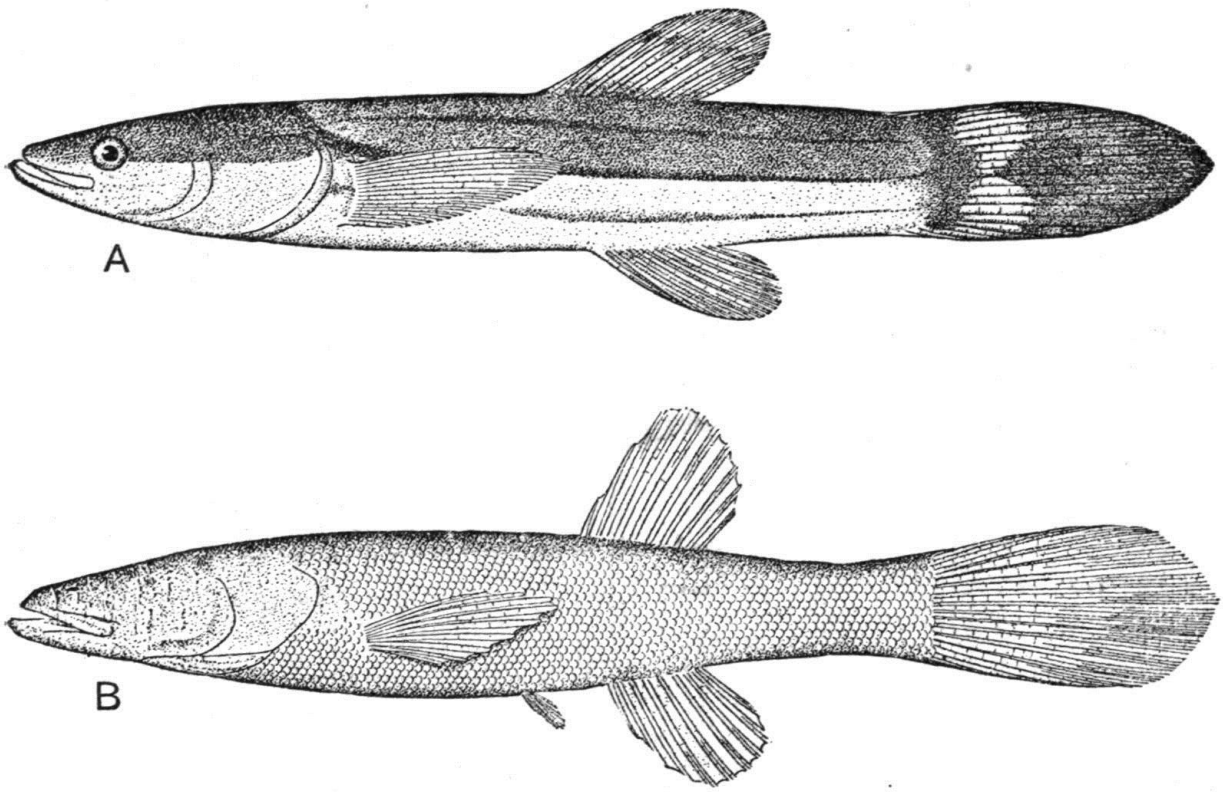
back



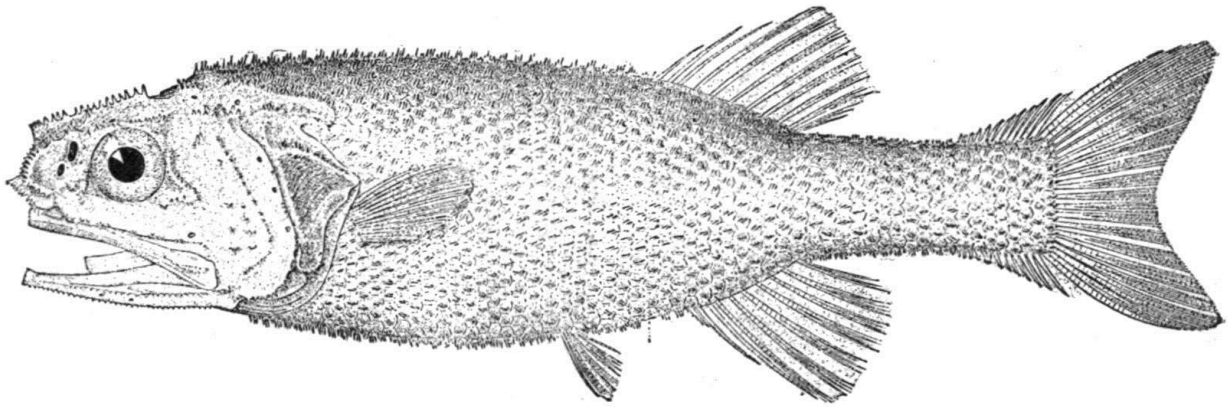
back



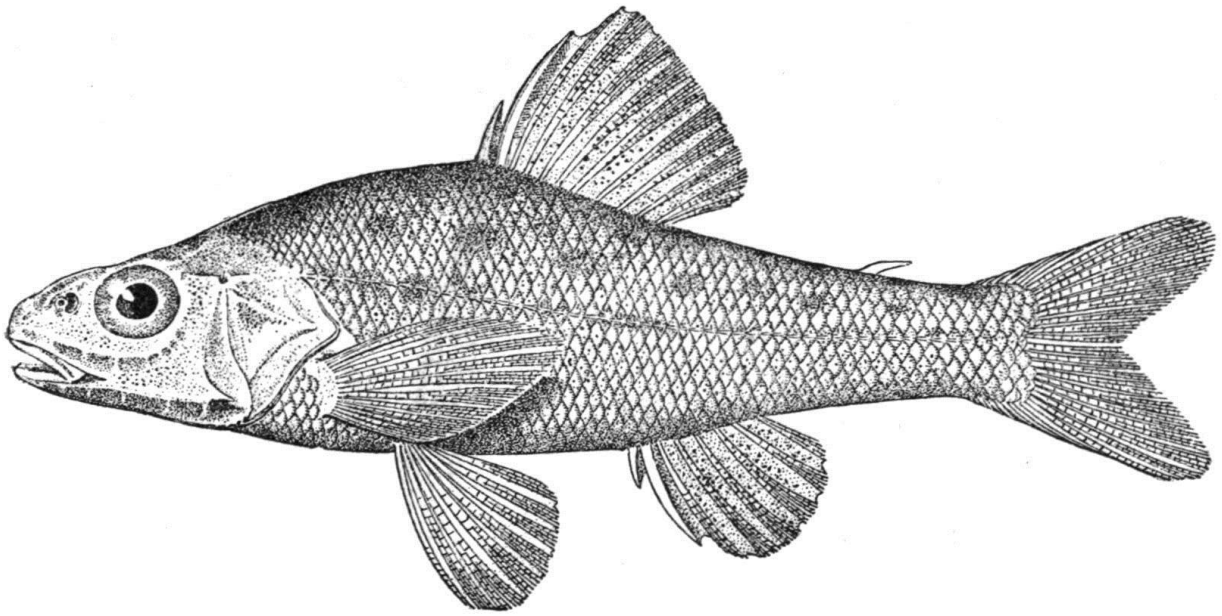
back



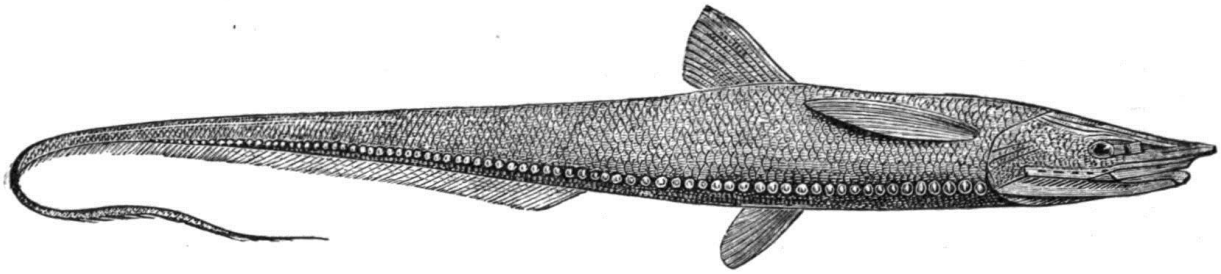
back



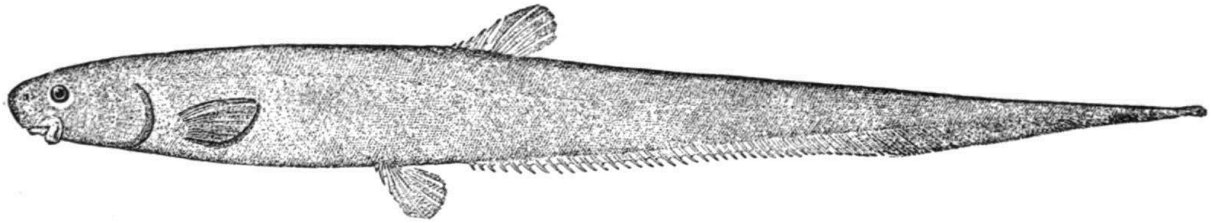
back



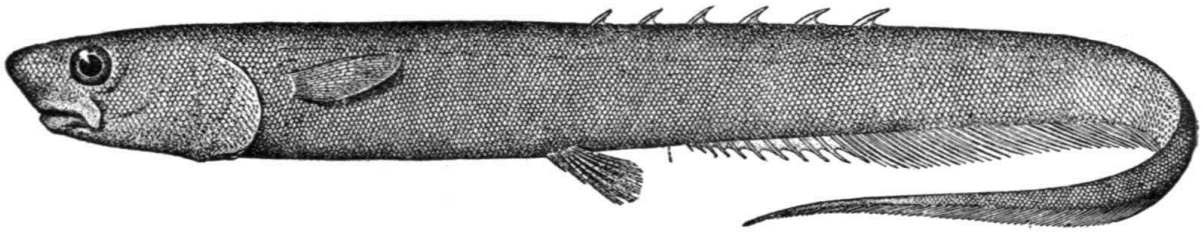
back



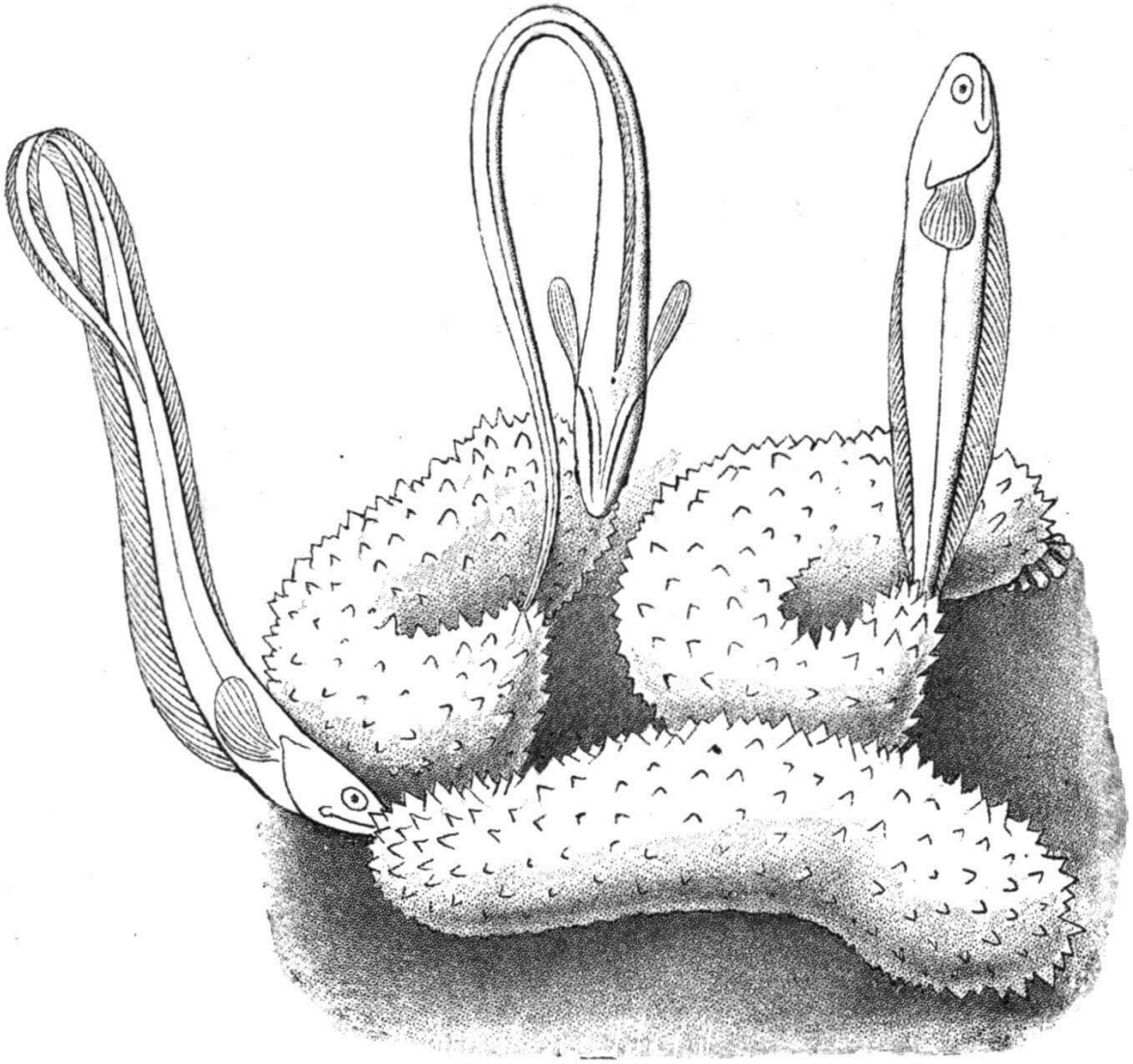
back



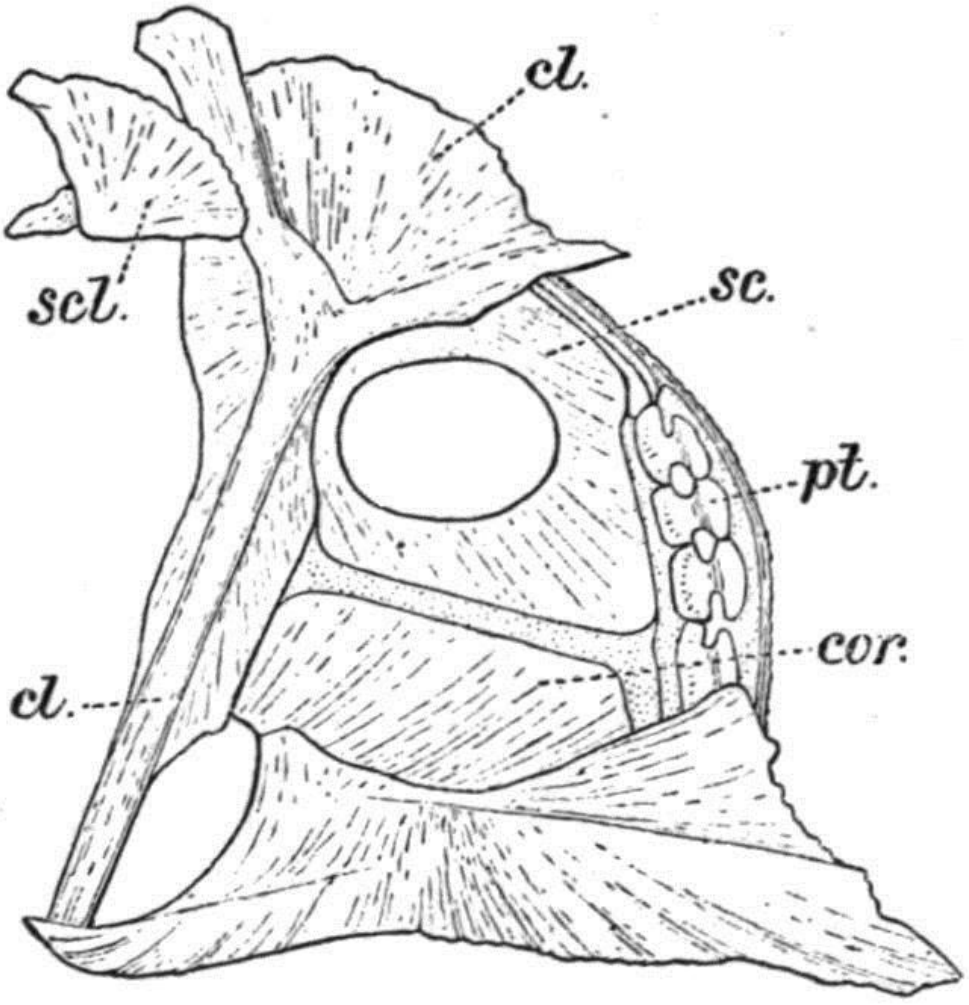
back



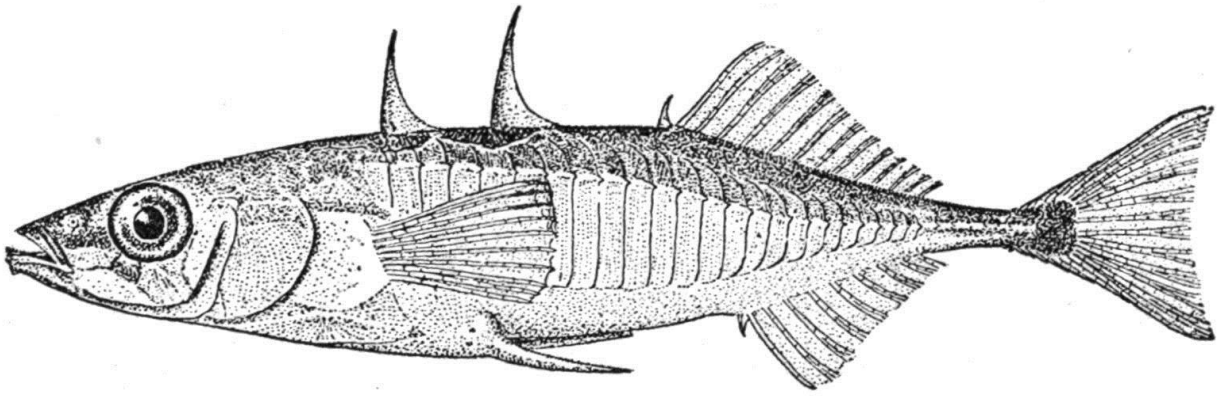
back



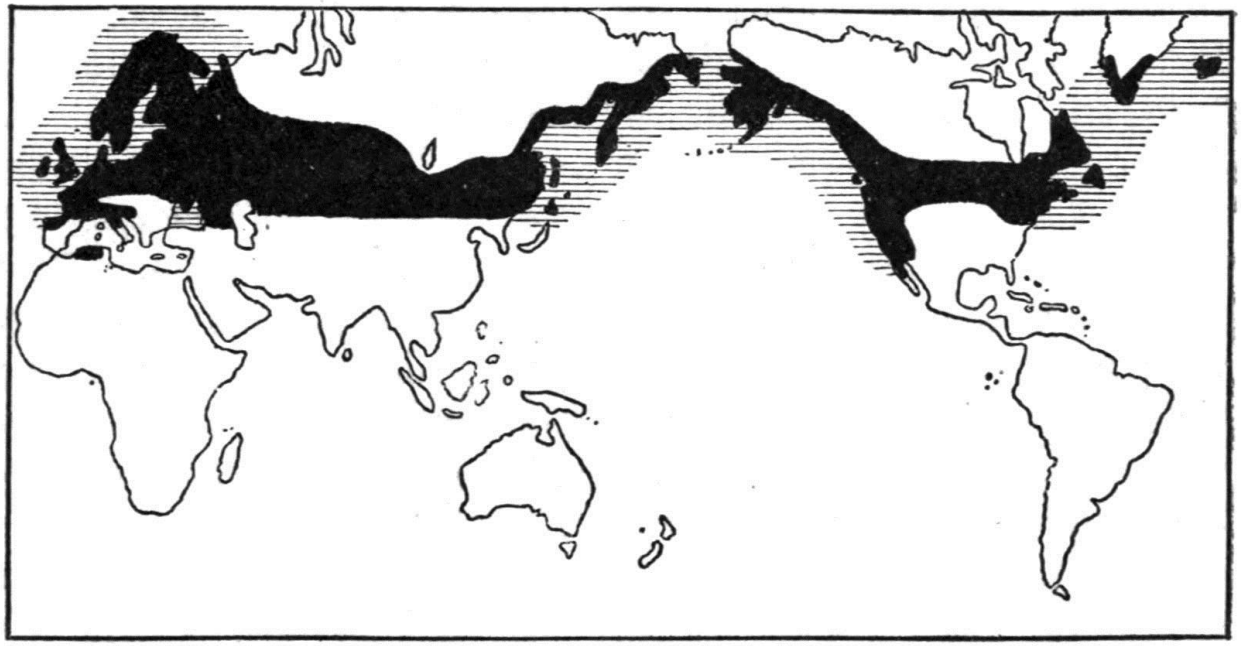
back



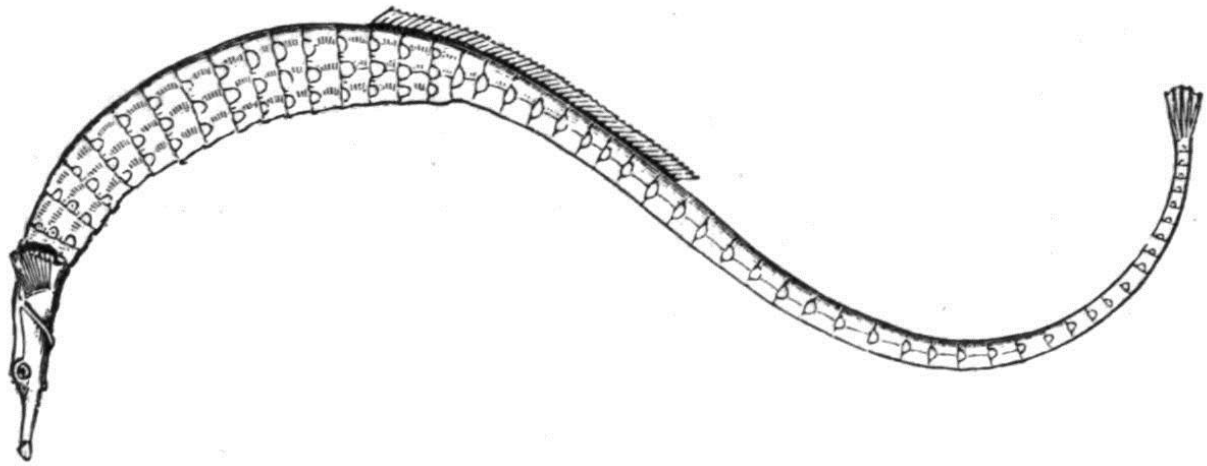
back



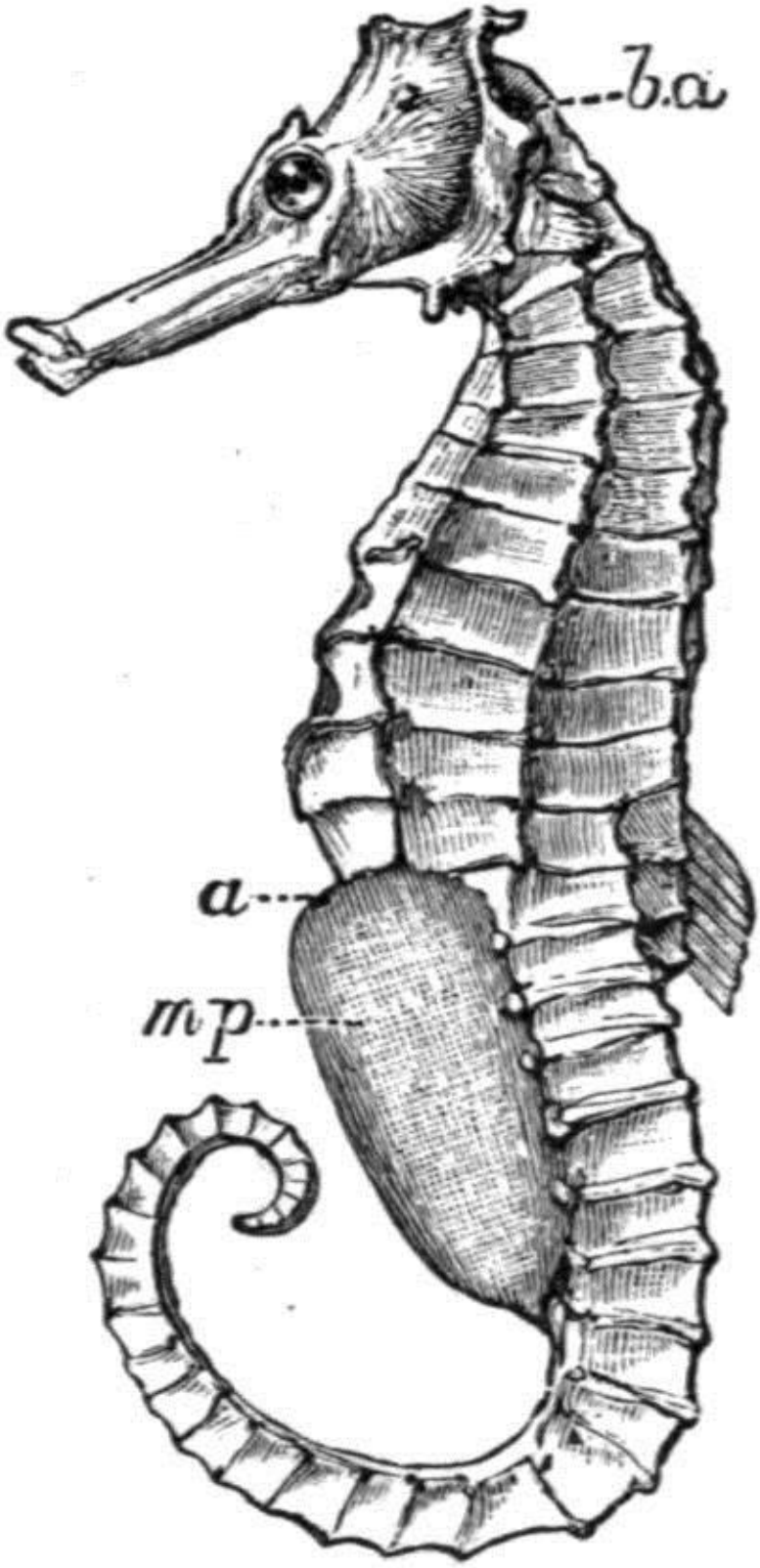
back



back

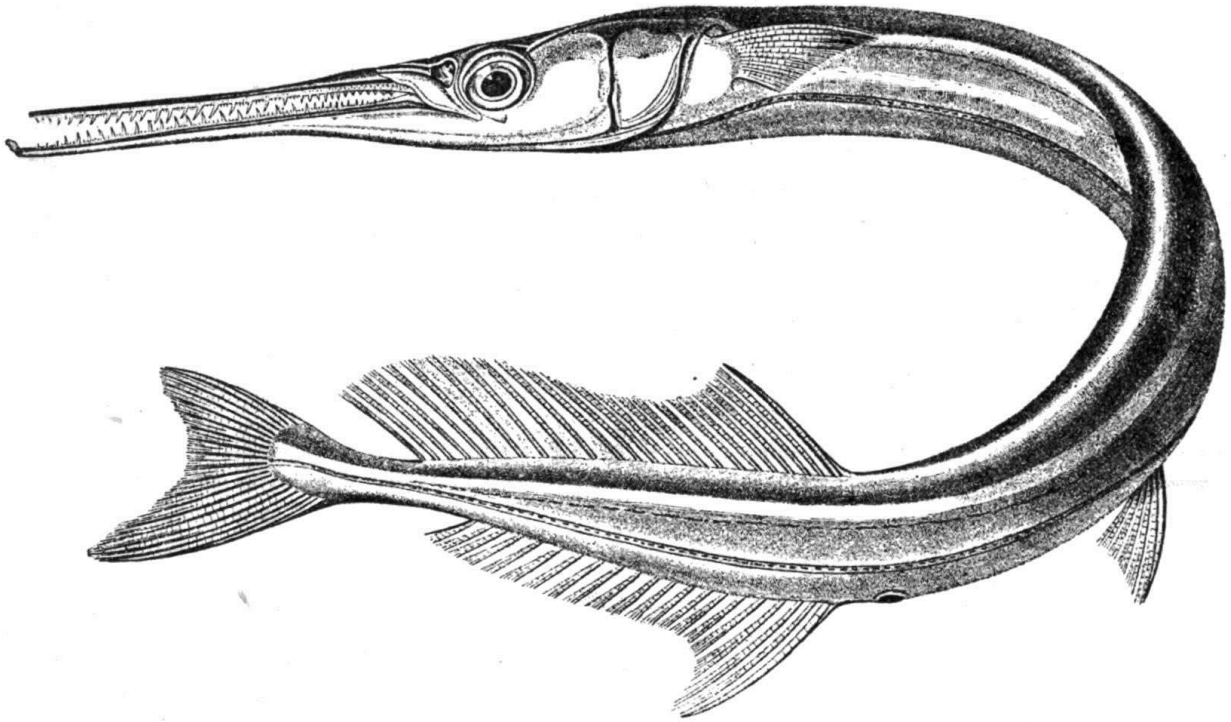


back

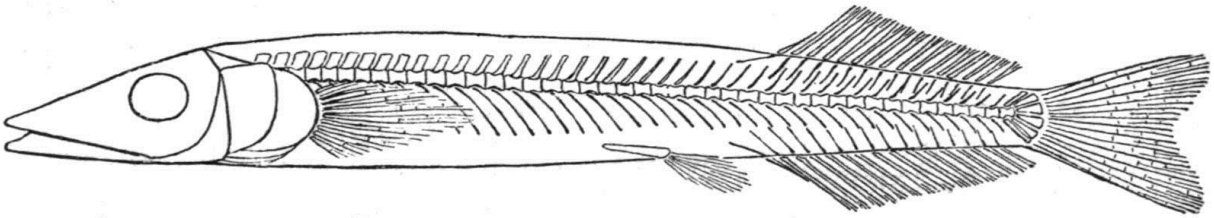


back

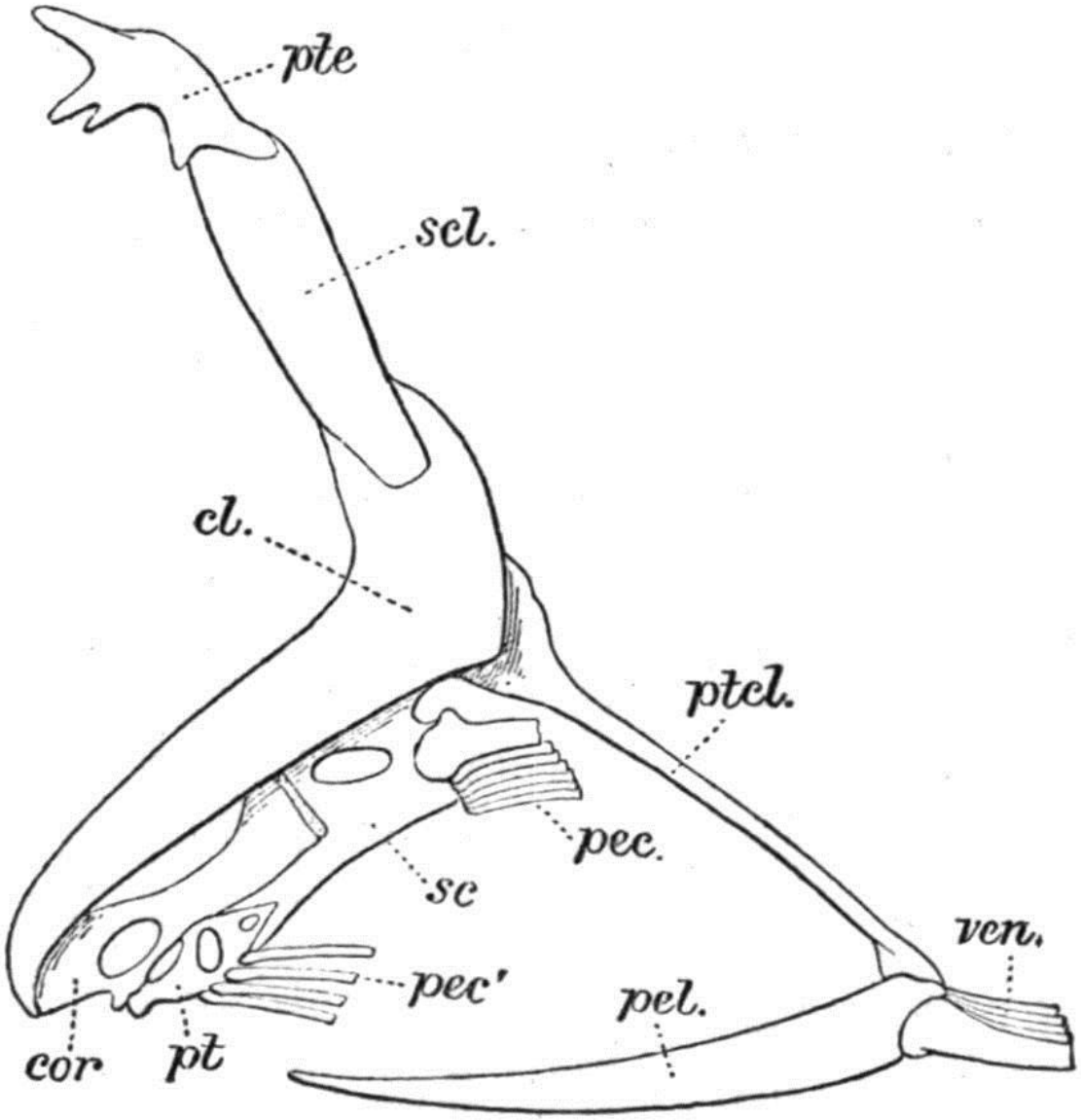
back



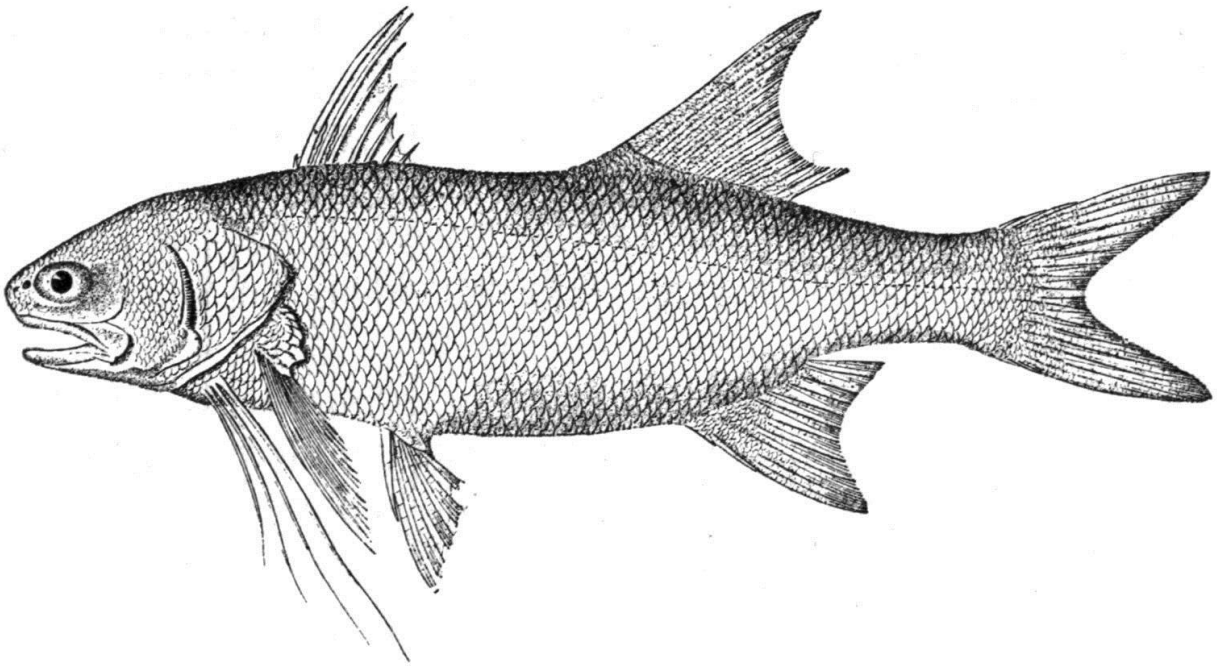
back



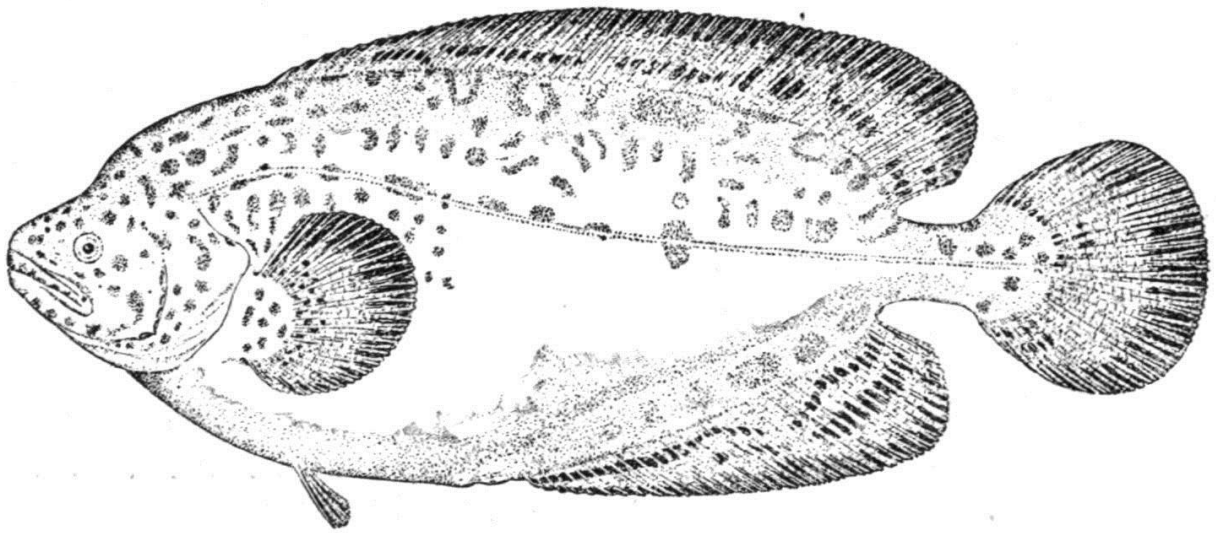
back



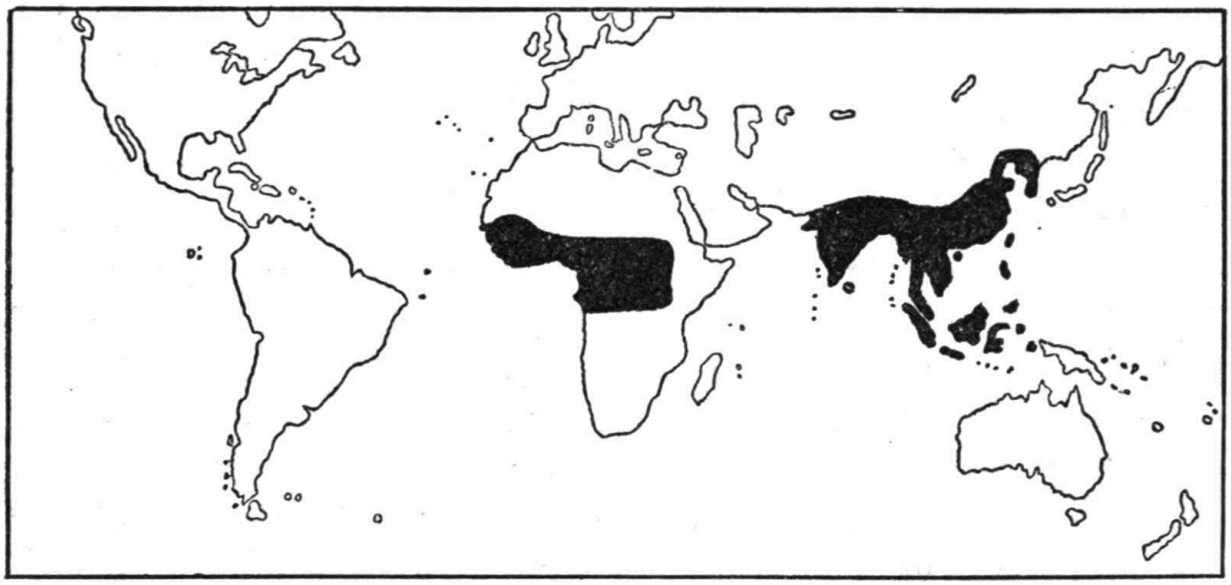
back



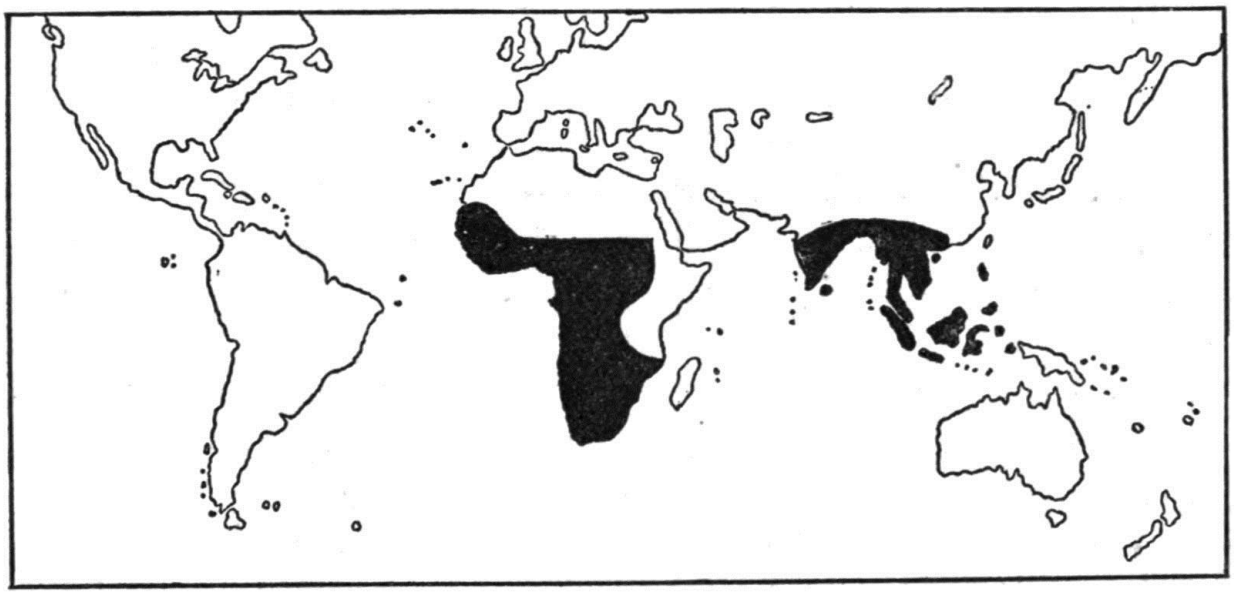
back



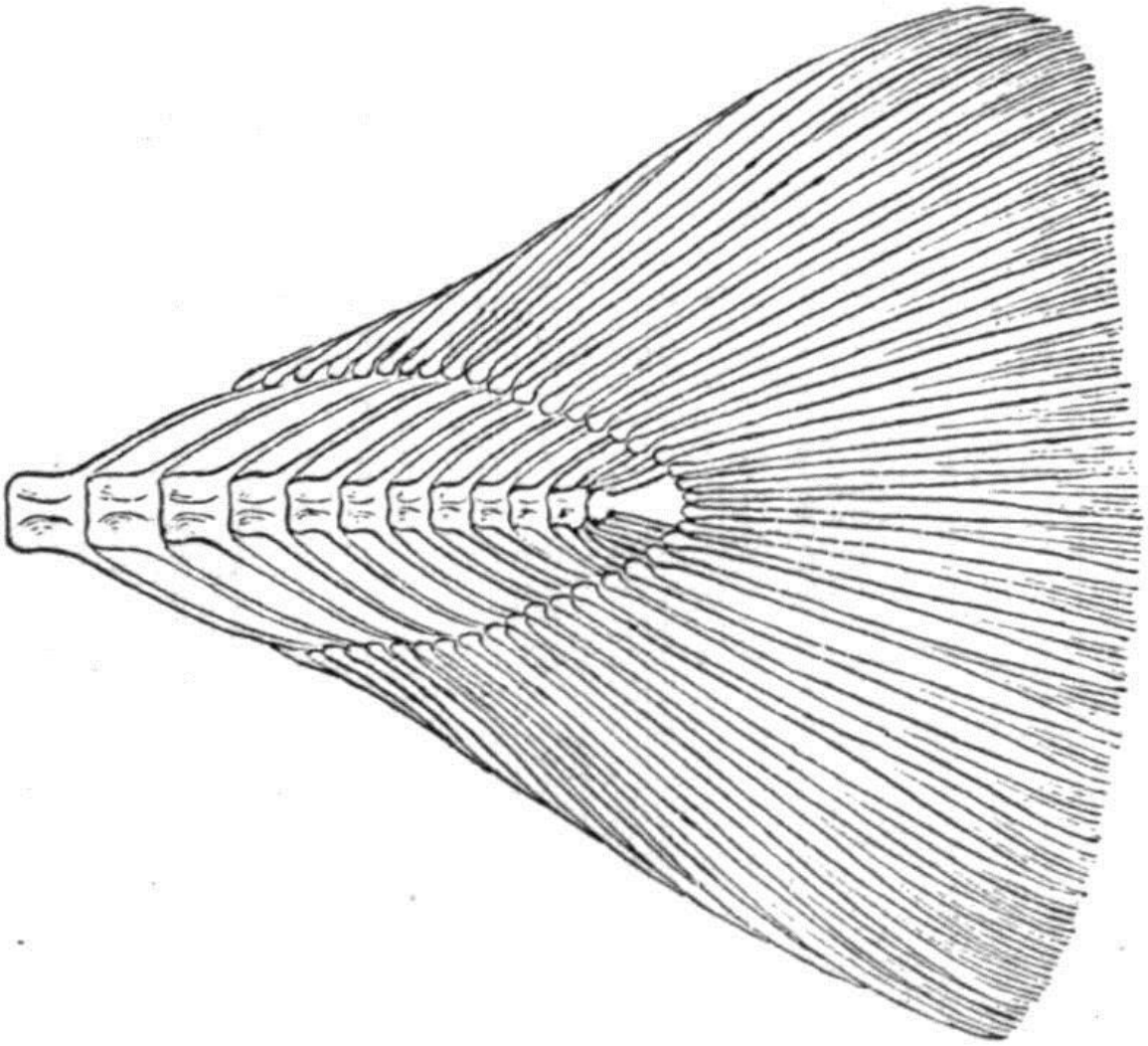
back



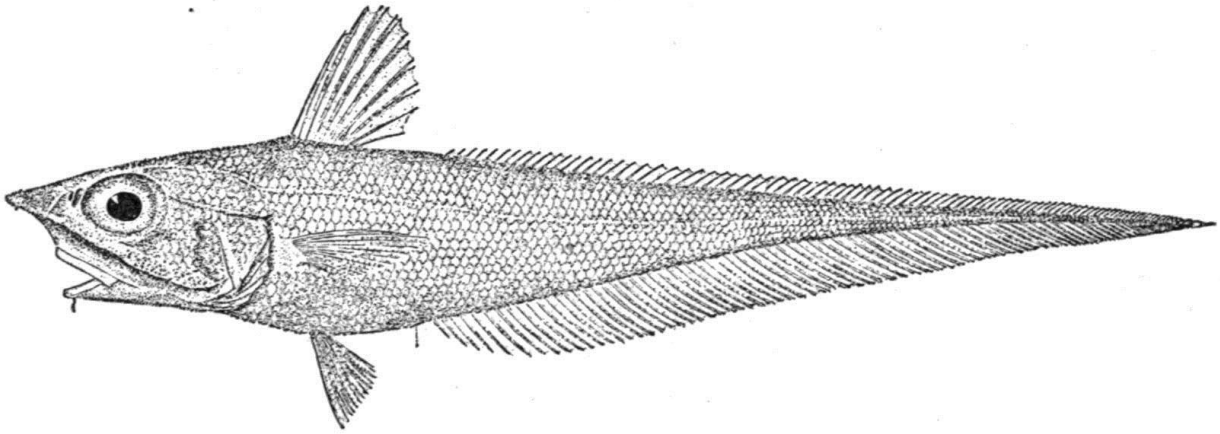
back



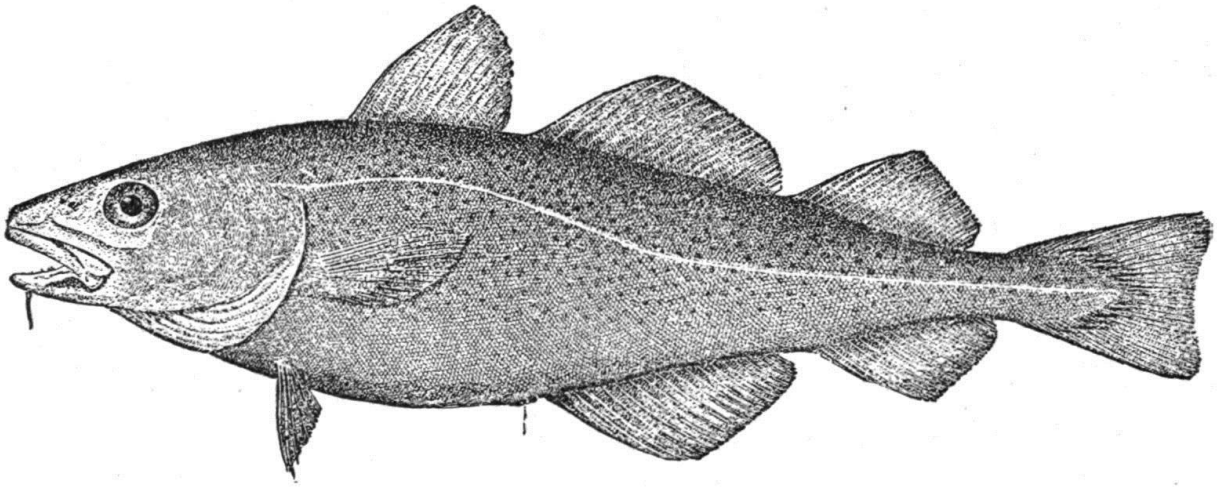
back



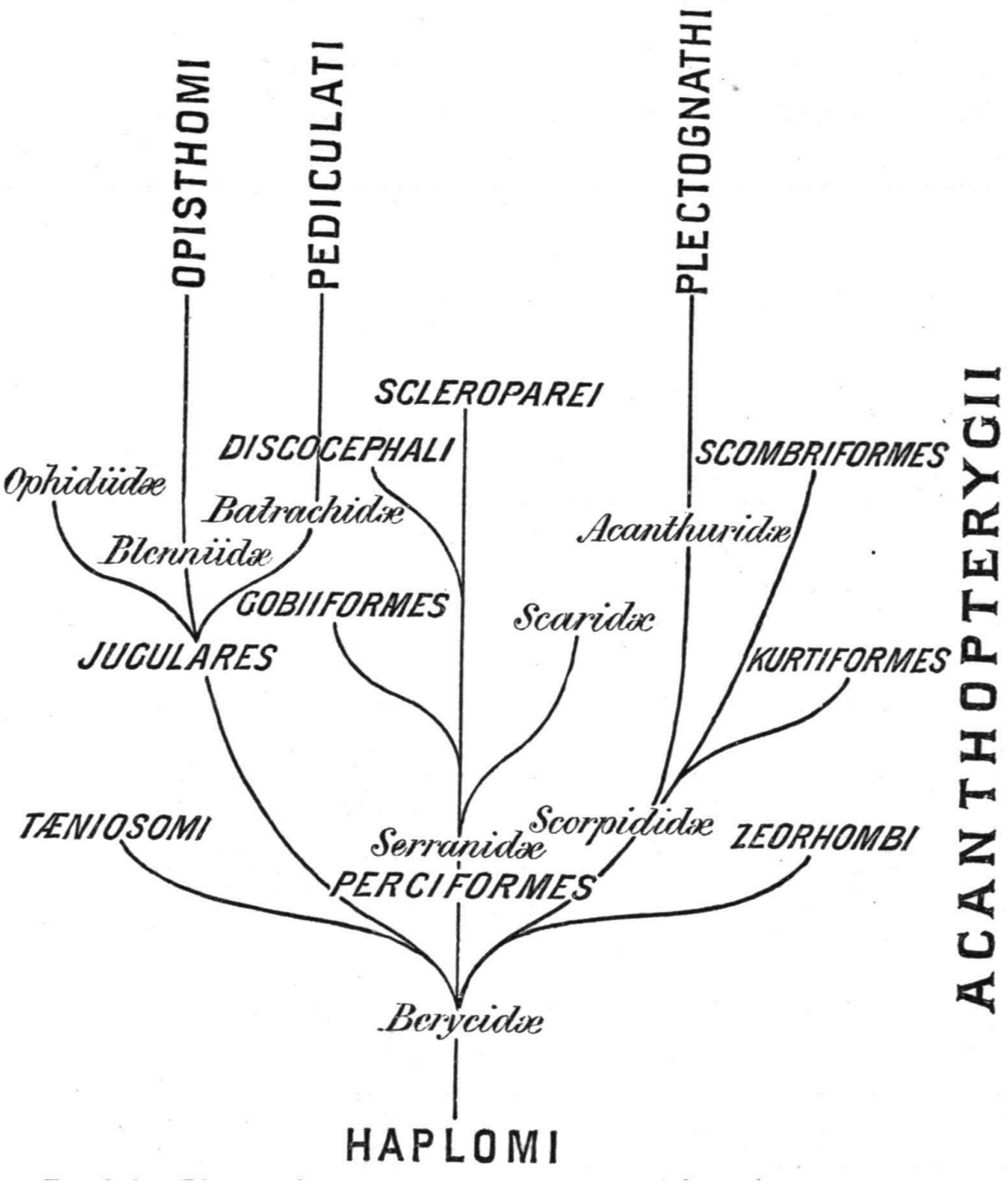
back



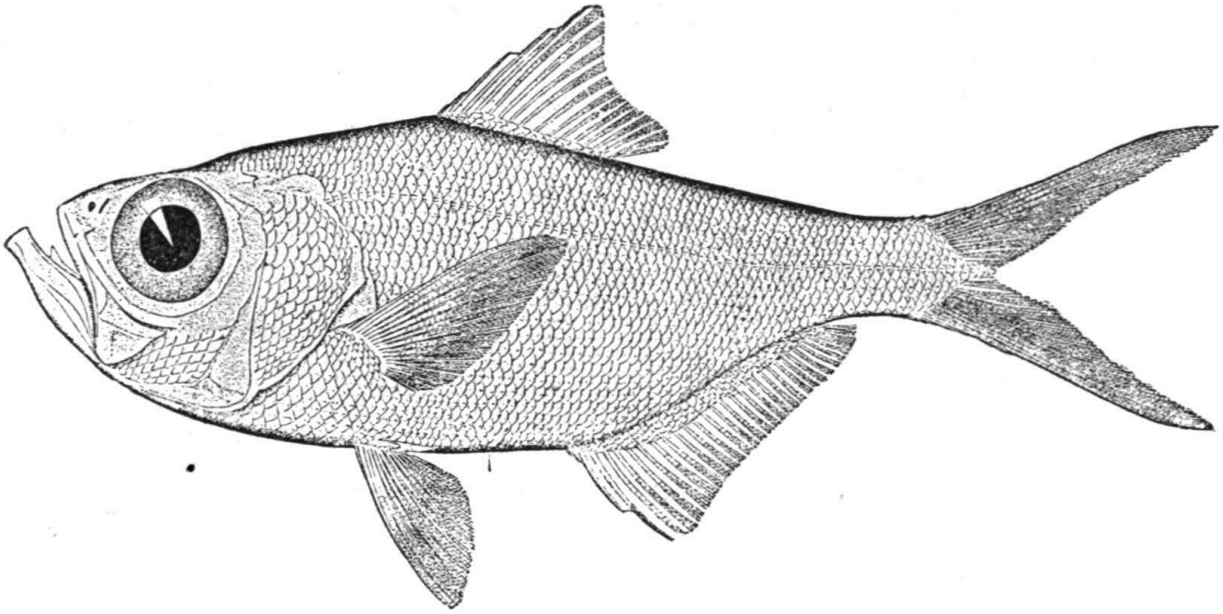
back



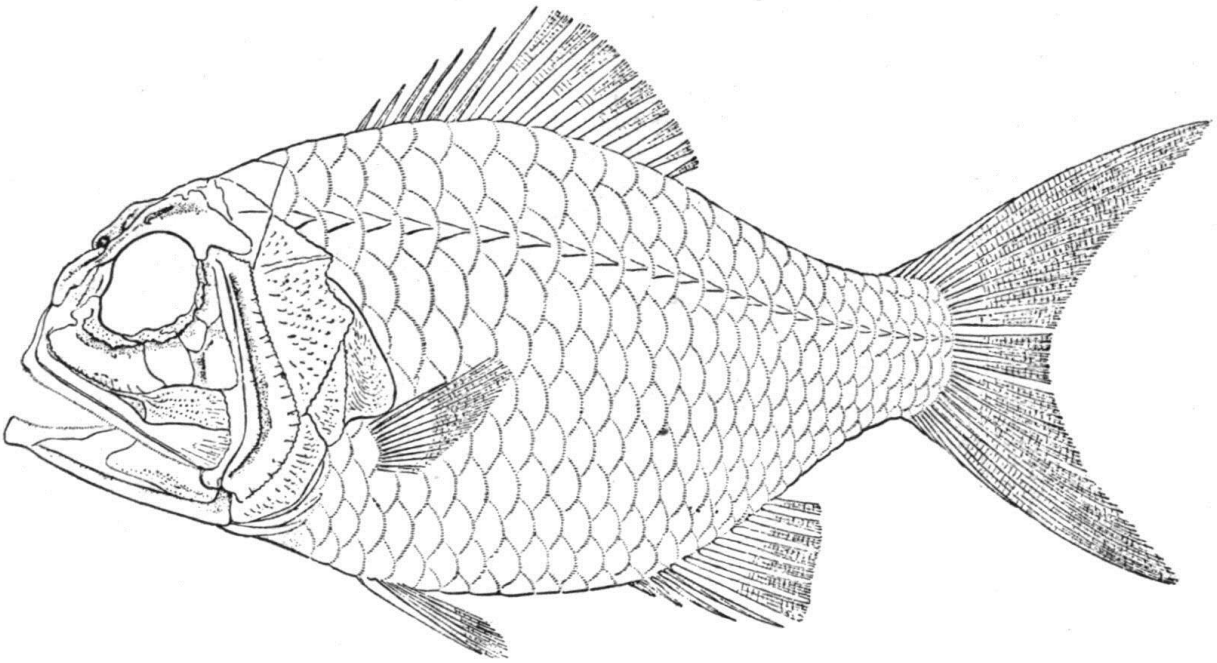
back


OPISTHOMI
PEDICULATI
PLECTOGNATHI
ACANTHOPTERYGII
SCLEROPAREI
DISCOCEPHALI
SCOMBRIFORMES
Ophidiidæ
Batrachidæ
Acanthuridæ
Blenniidæ
GOBIIFORMES
Scaridæ
JUGULARES
KURTIFORMES
TÆNIOSOMI
Scorpididæ
ZEORHOMBI
Serranidæ
PERCIFORMES
Berycidæ
HAPLOMI

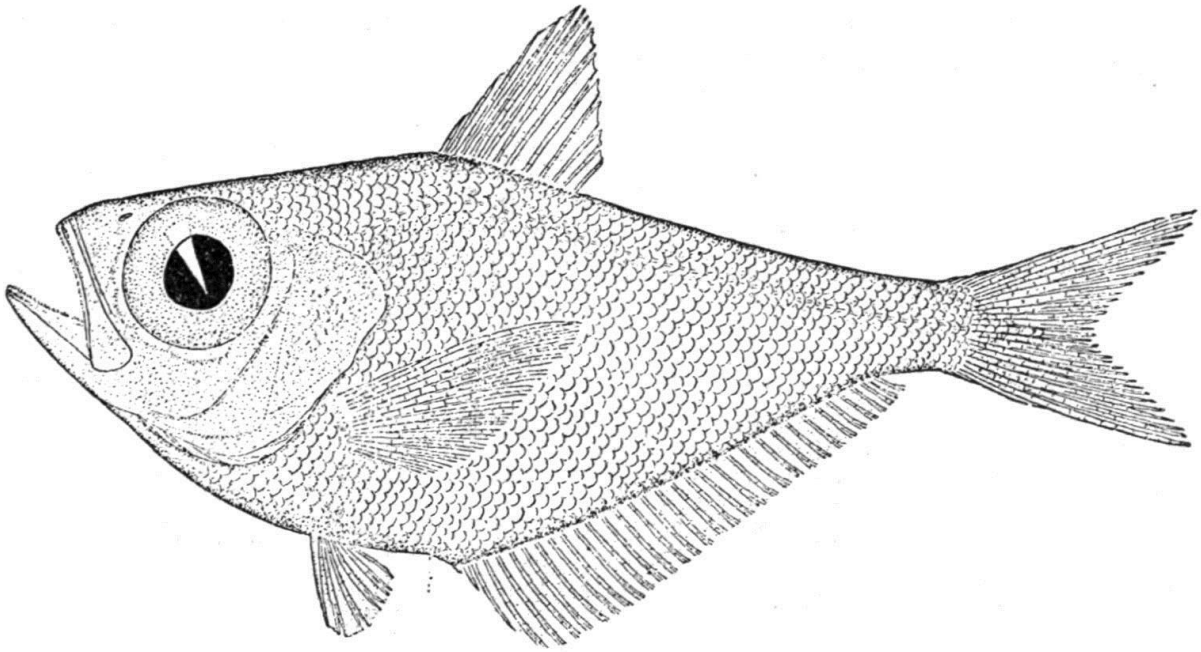
back



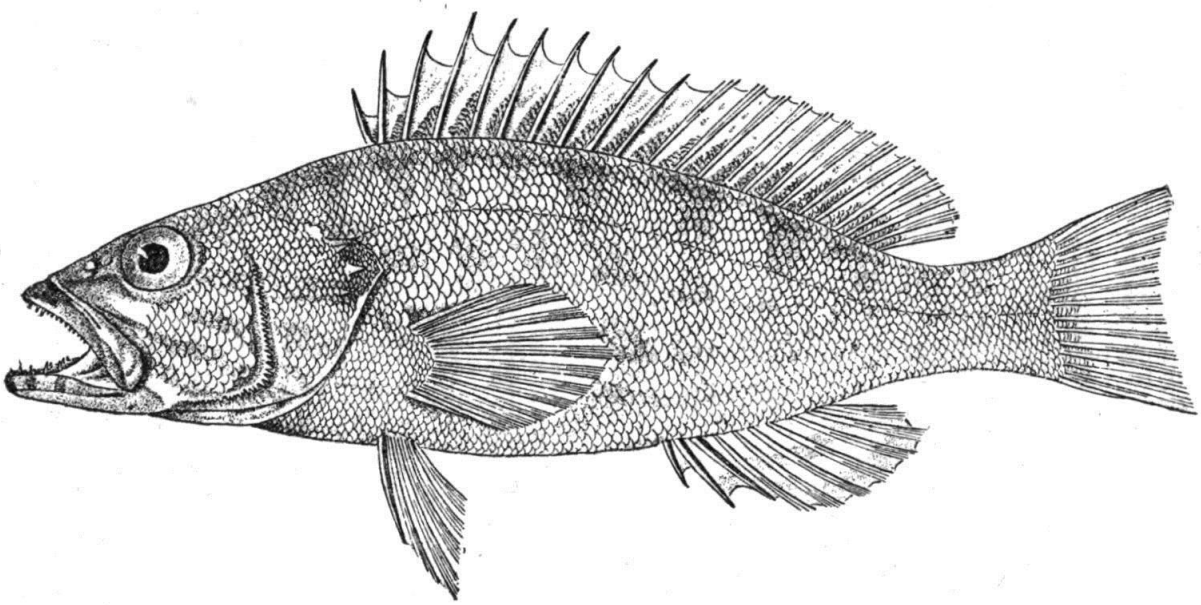
back



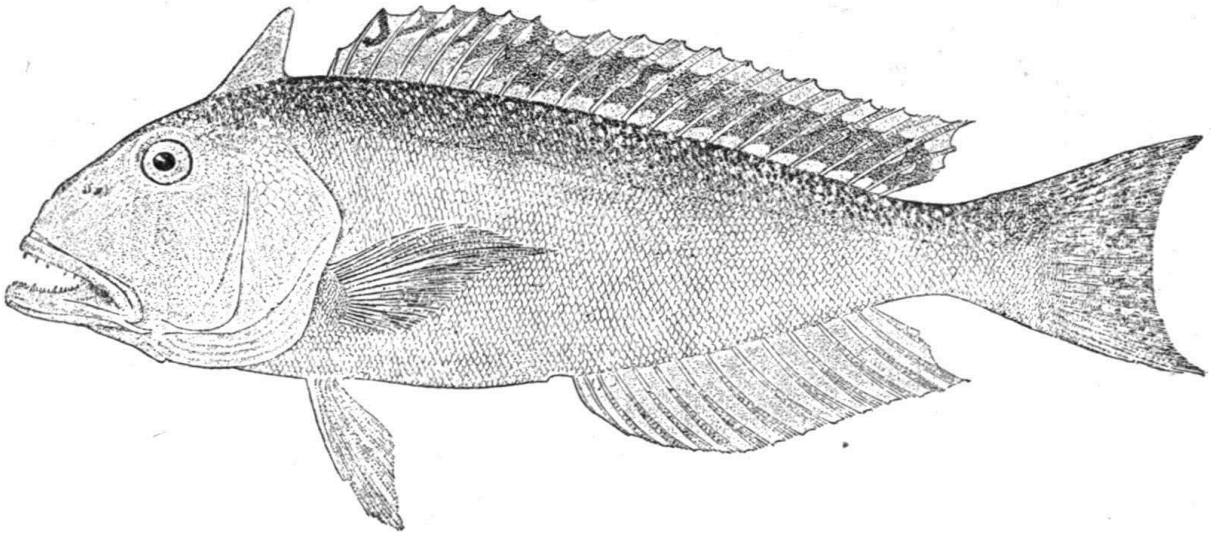
back



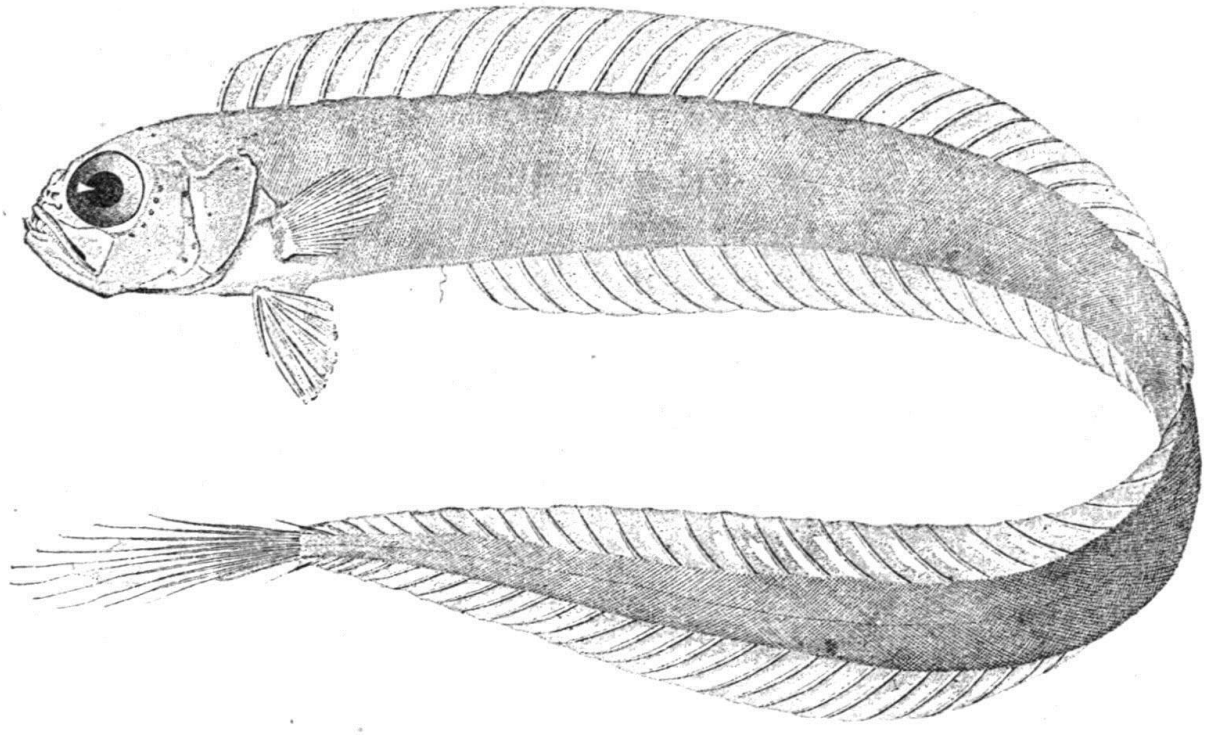
back



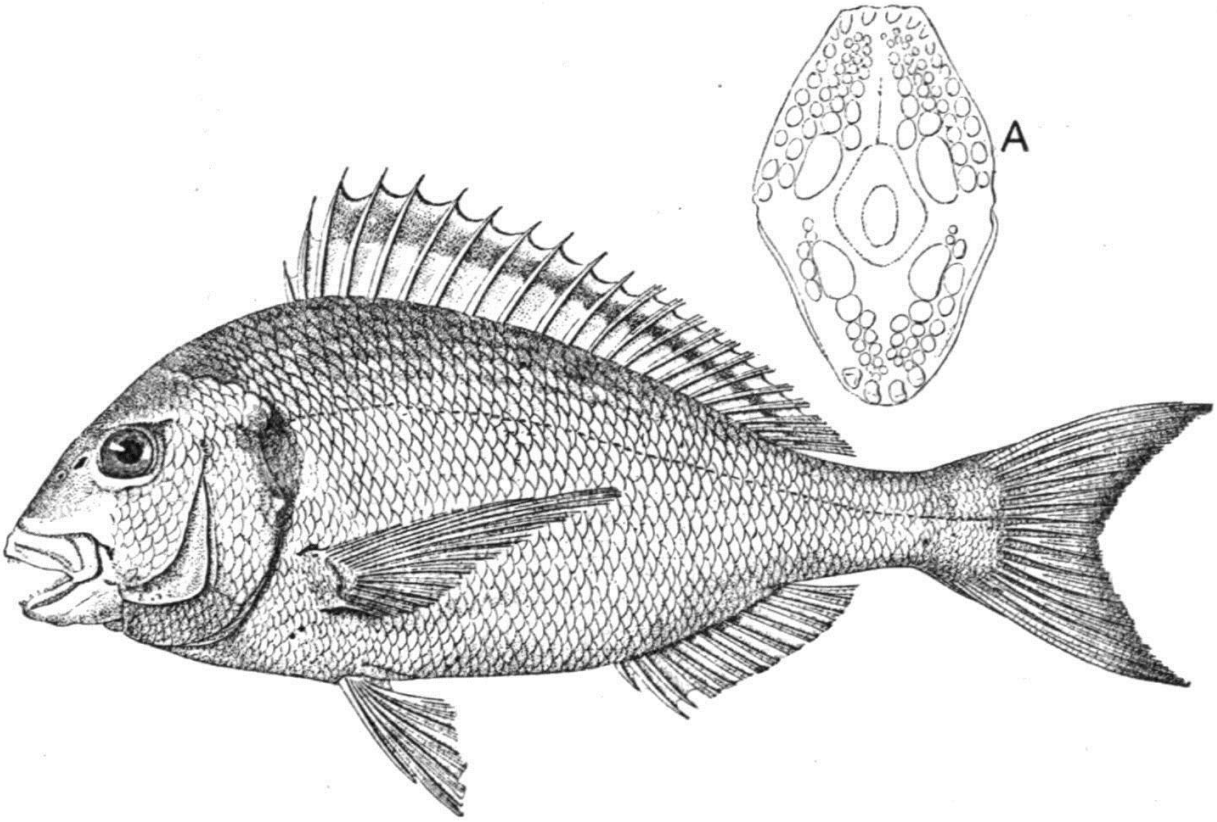
back



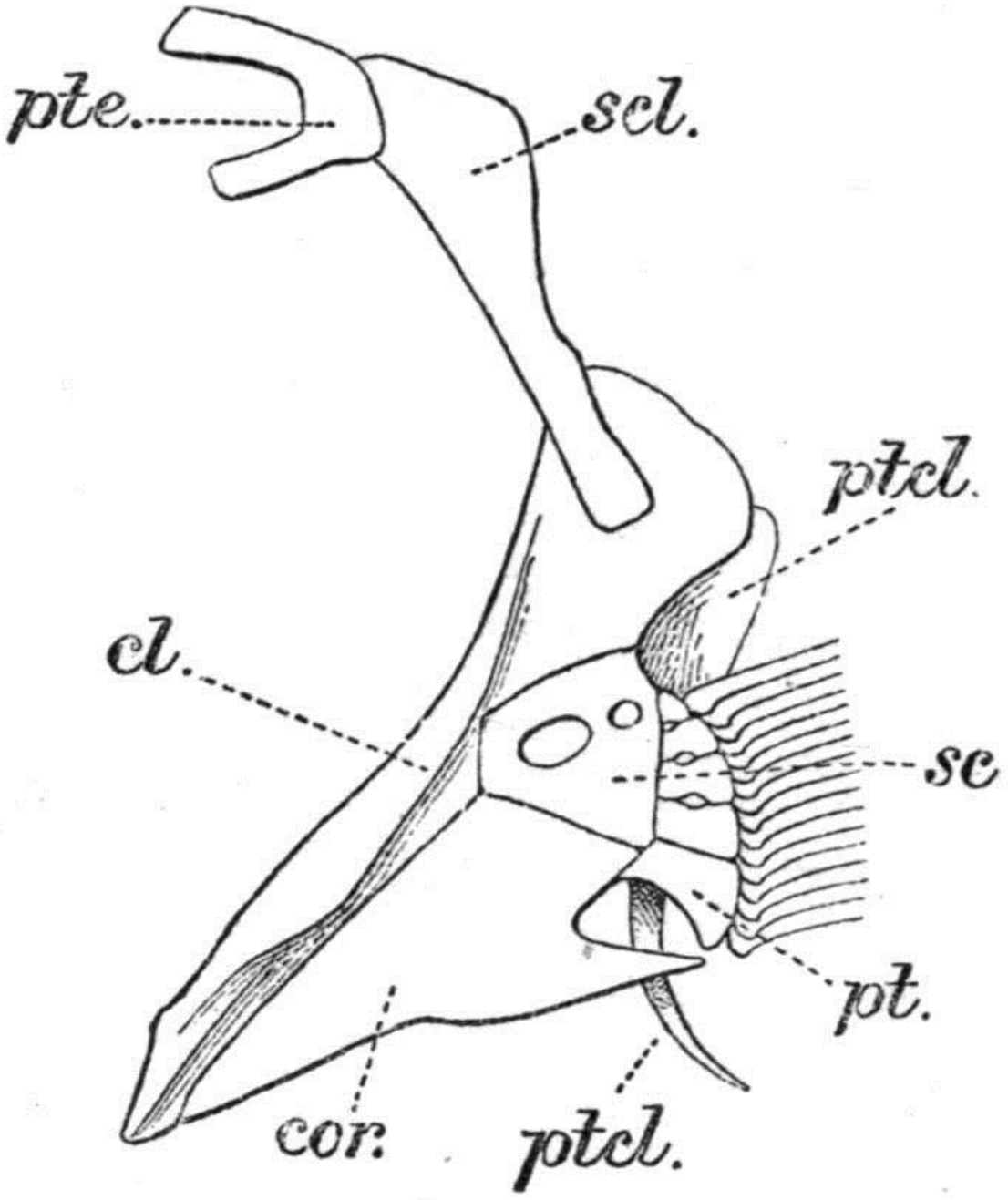
back



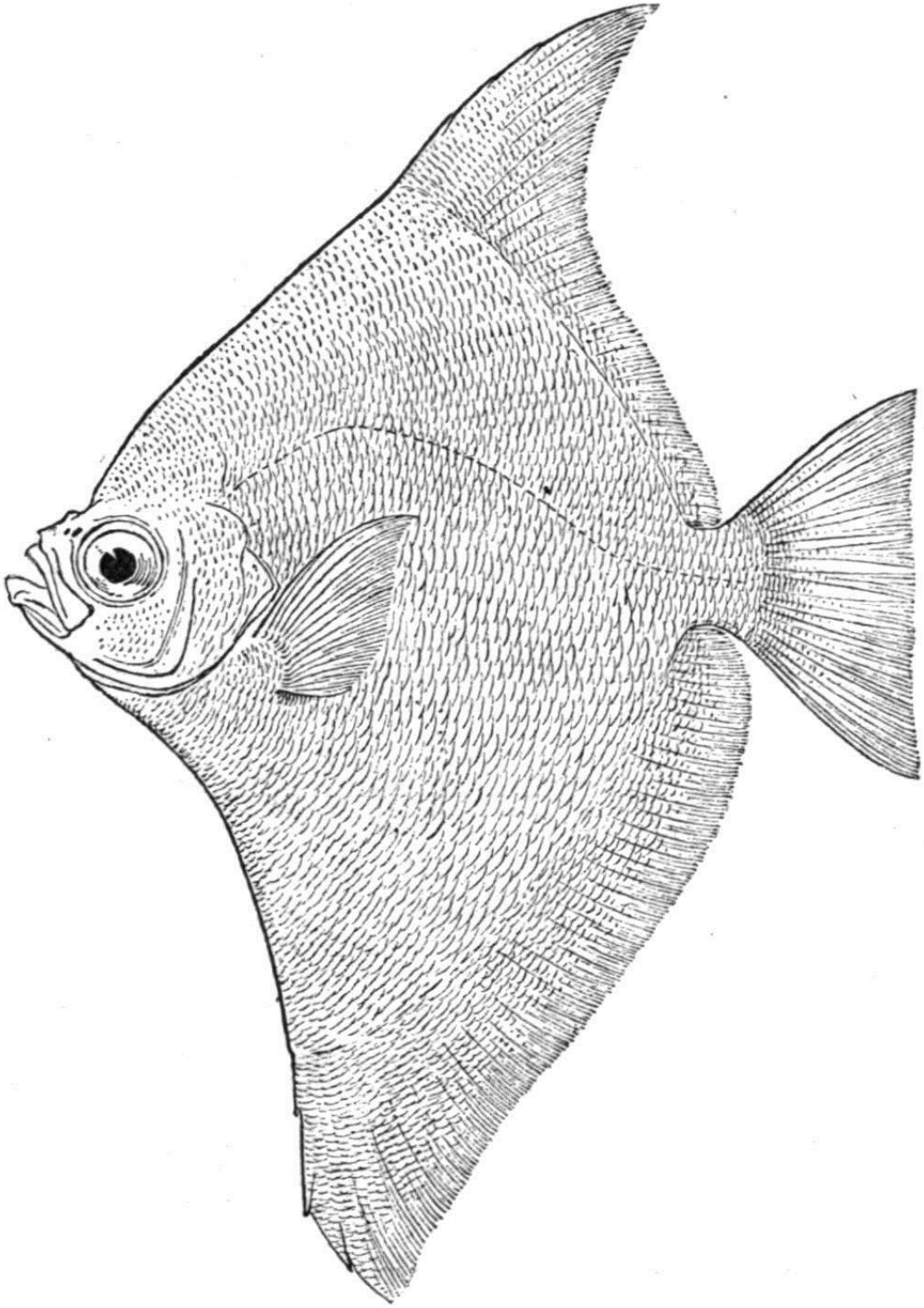
back



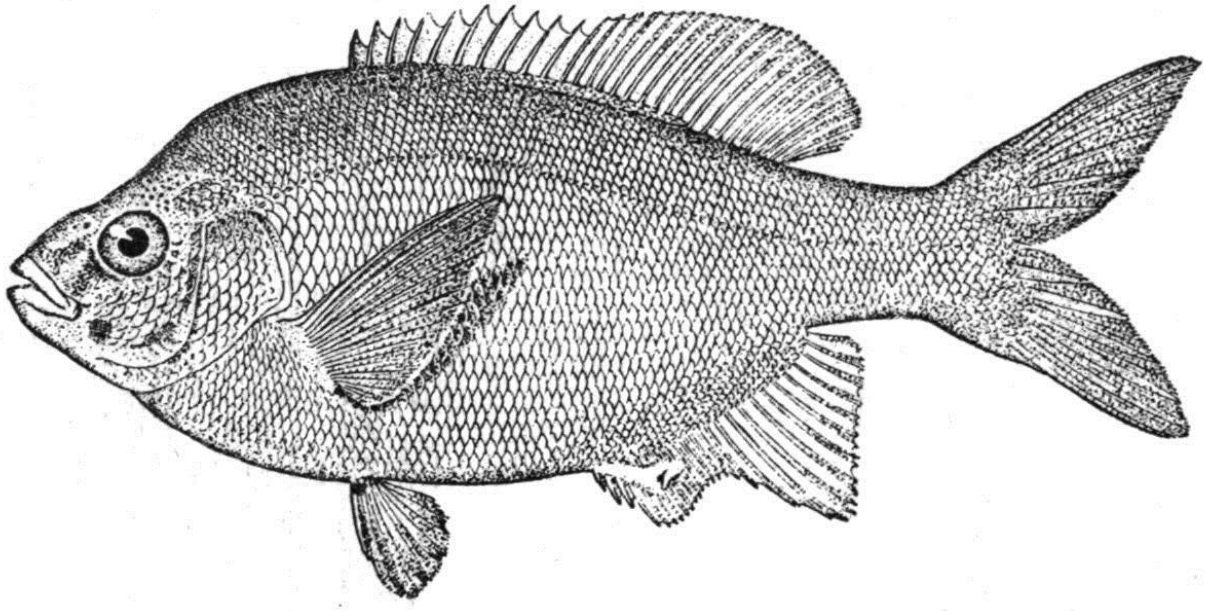
back



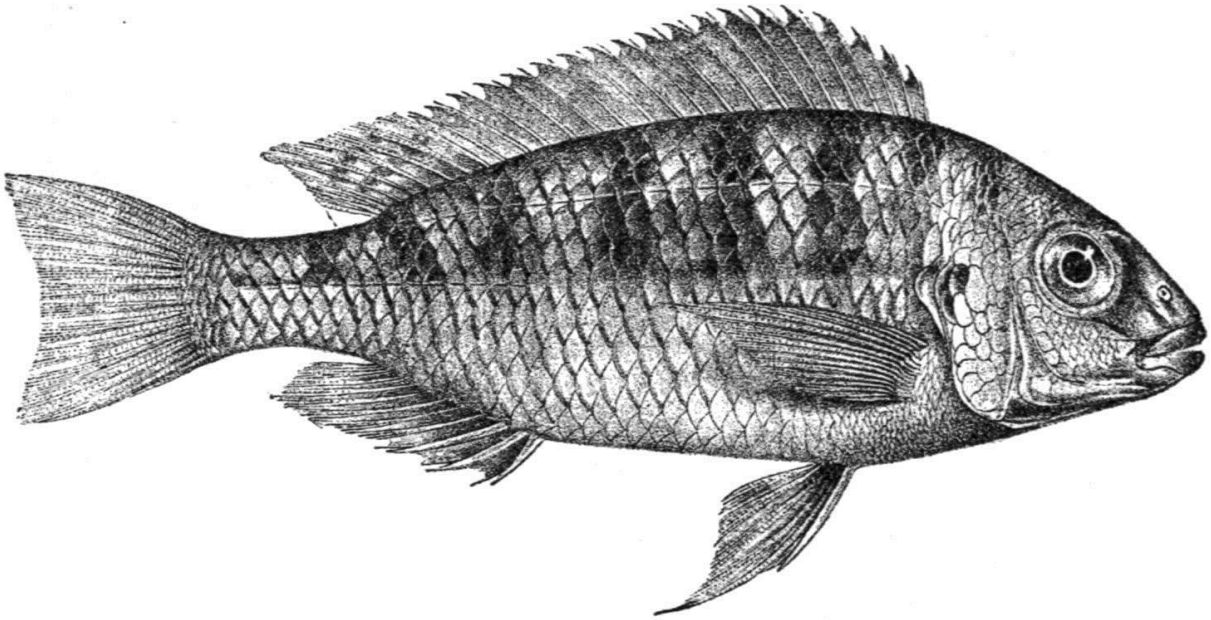
back



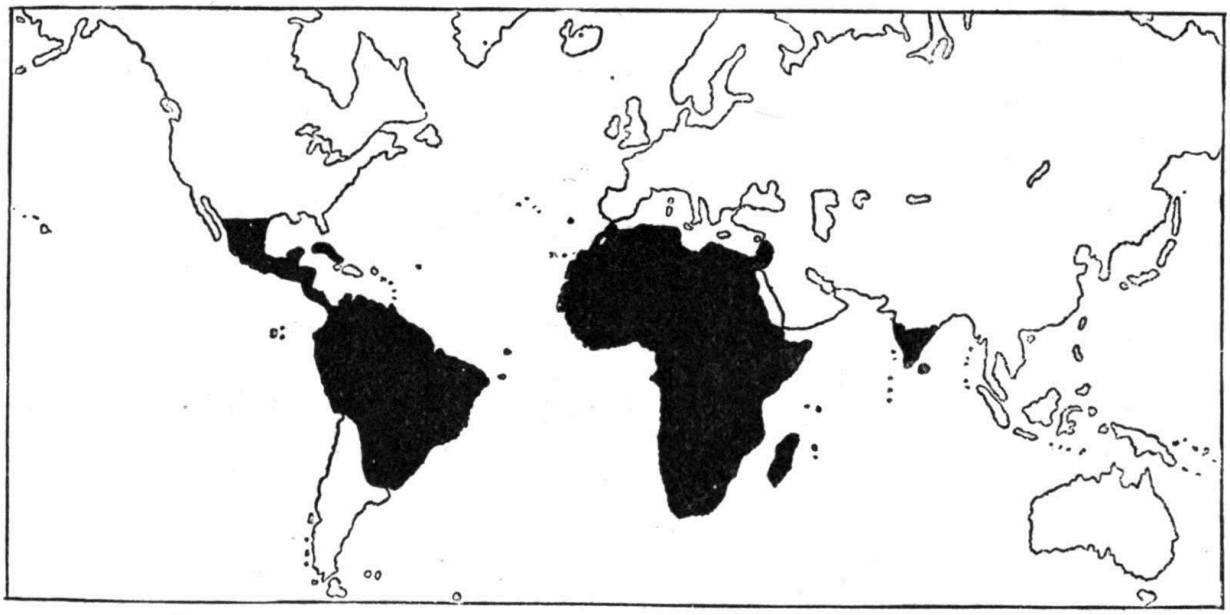
back



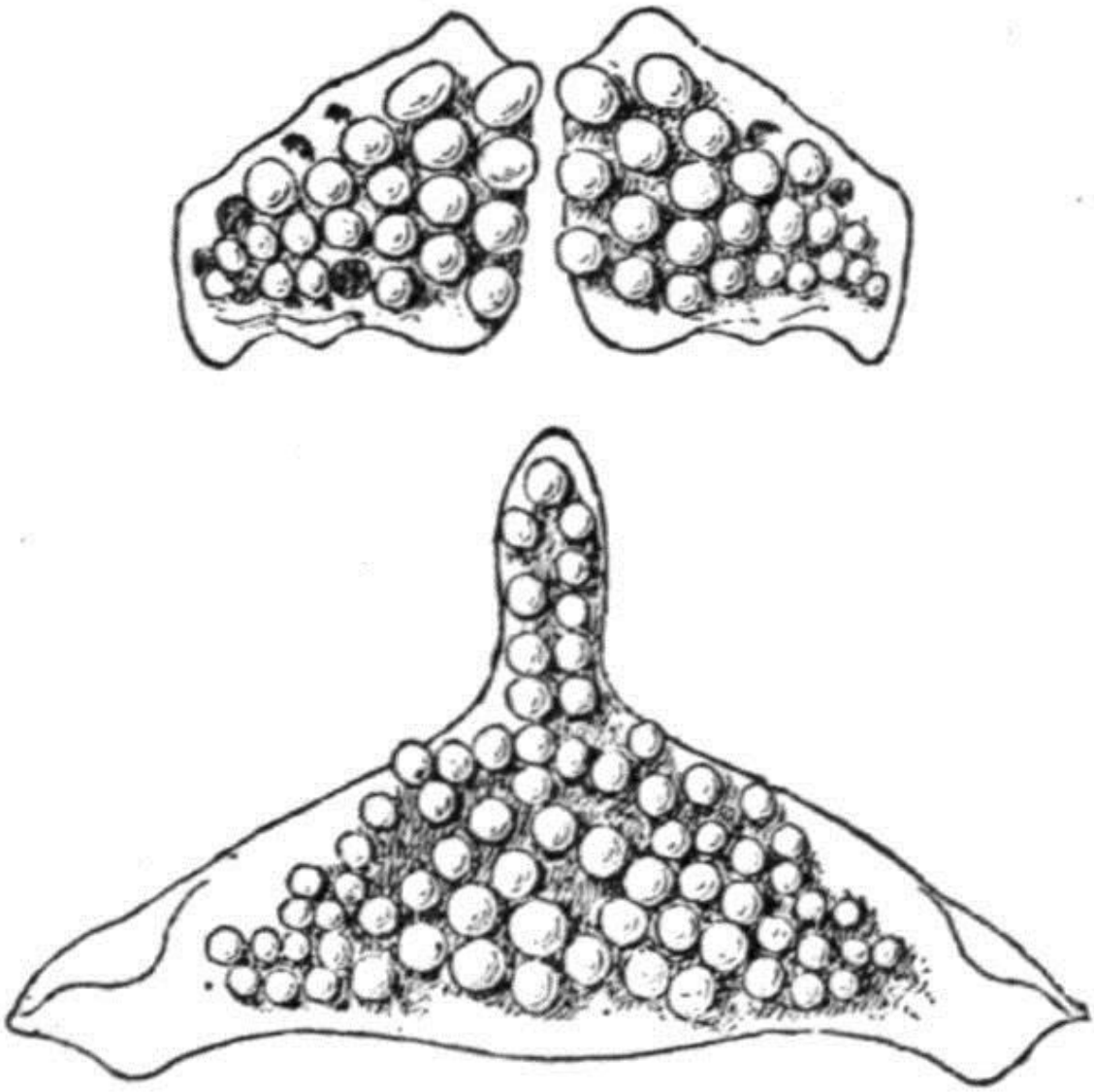
back



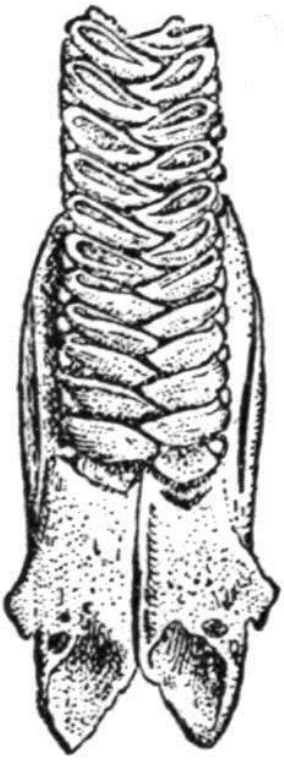
back

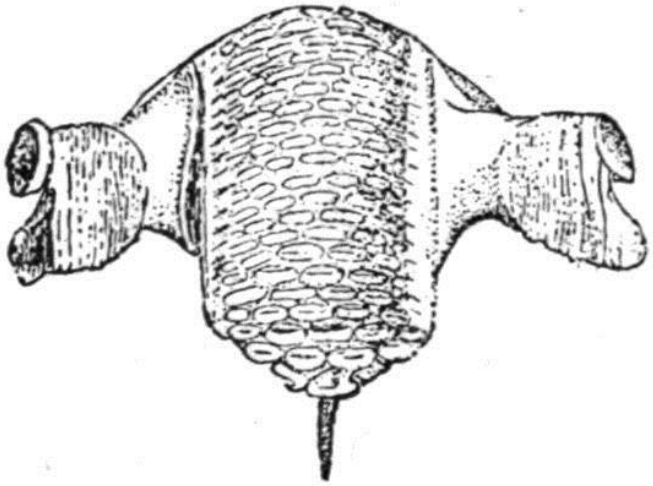


back

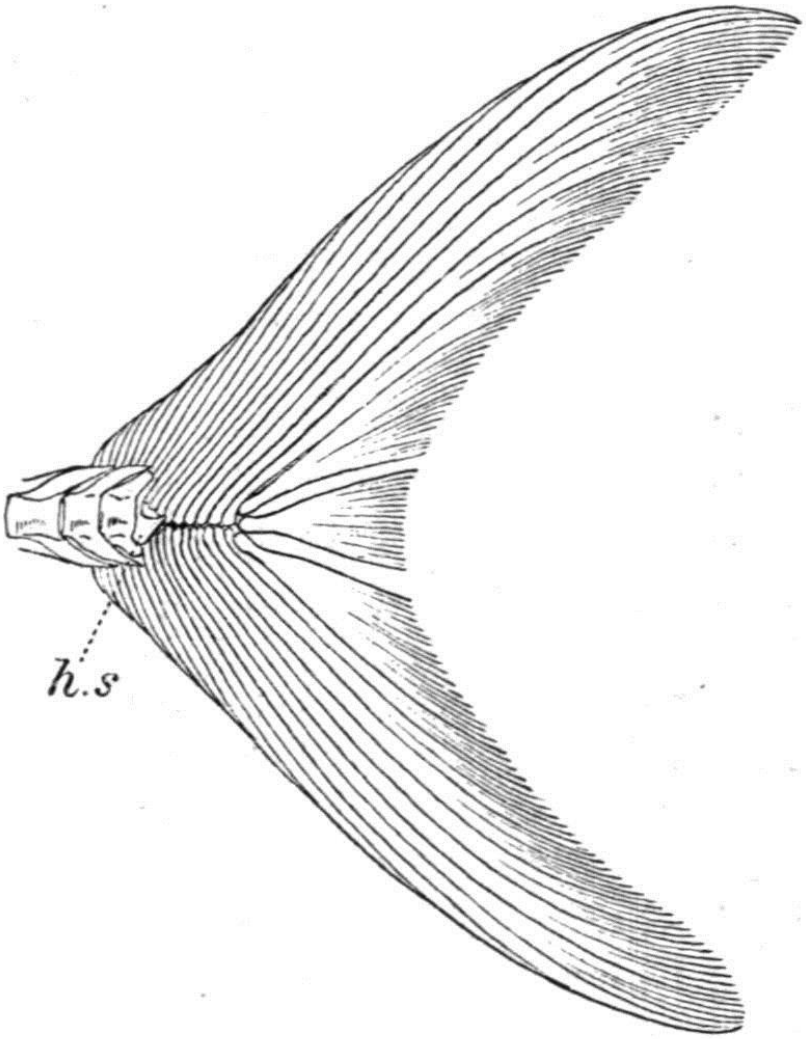


back

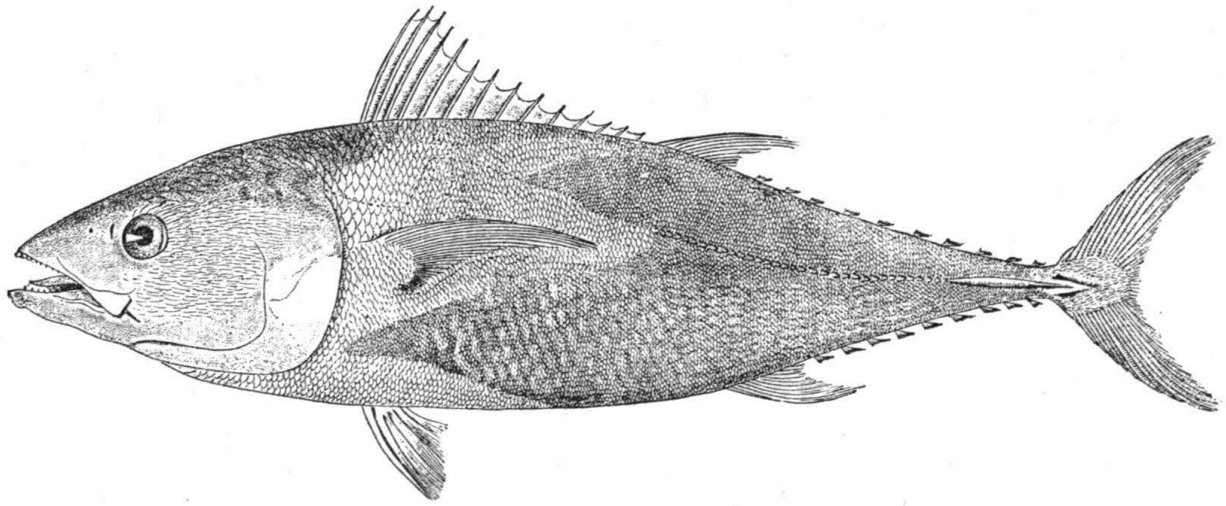




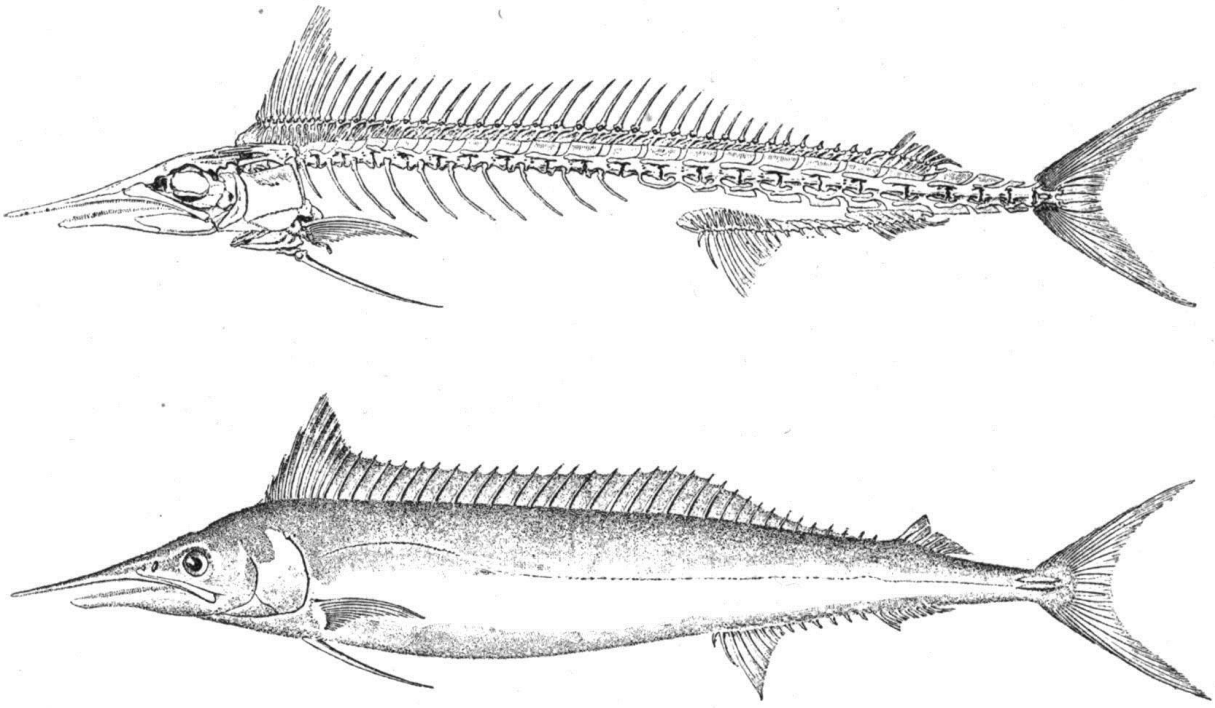
back



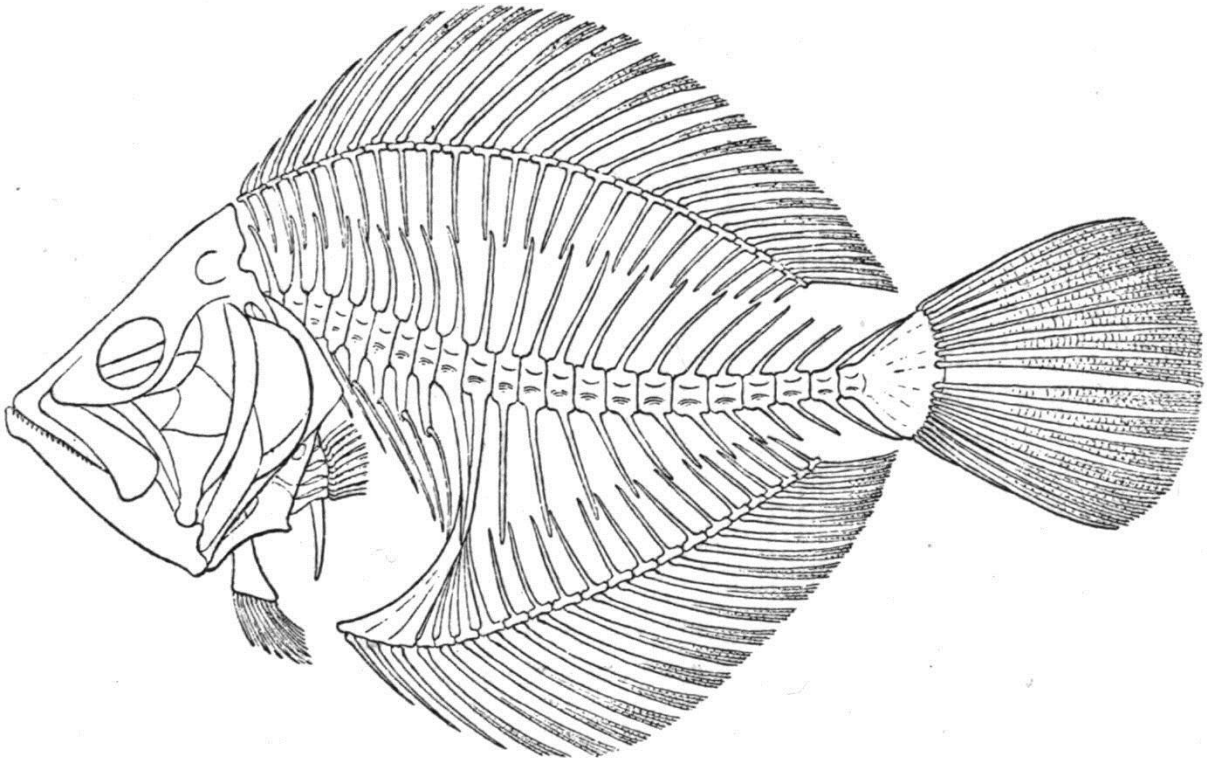
back



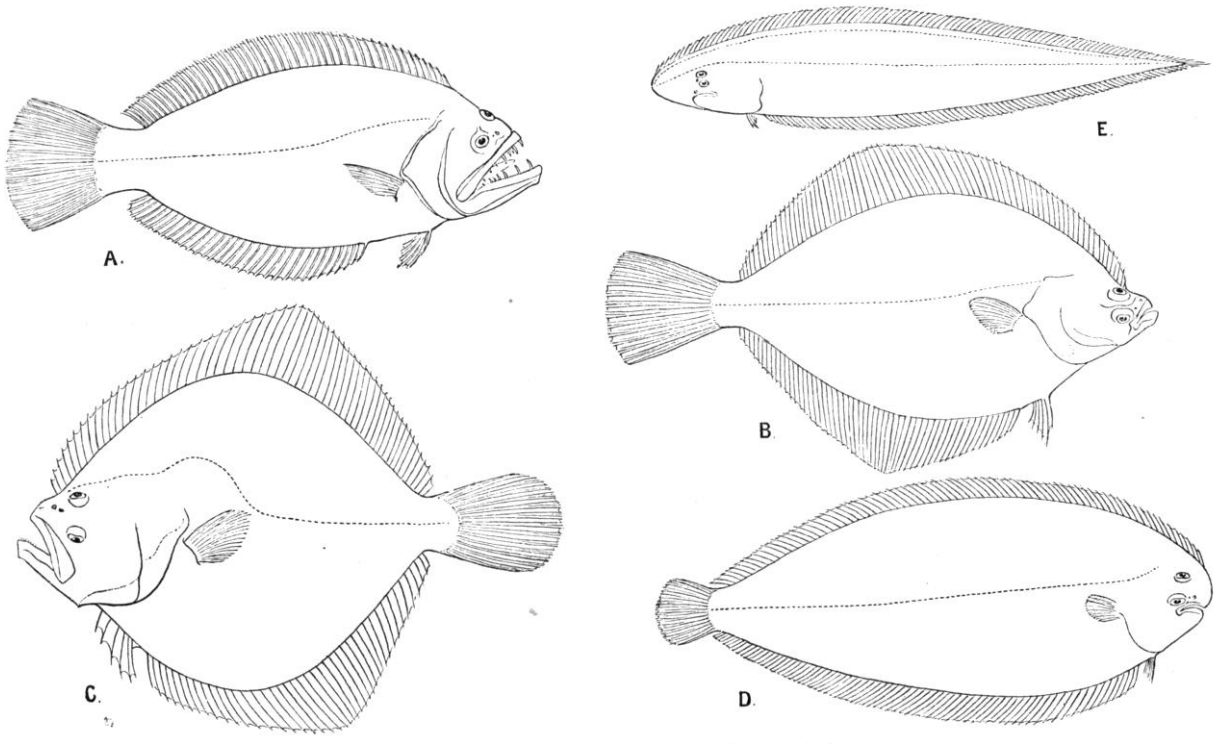
back



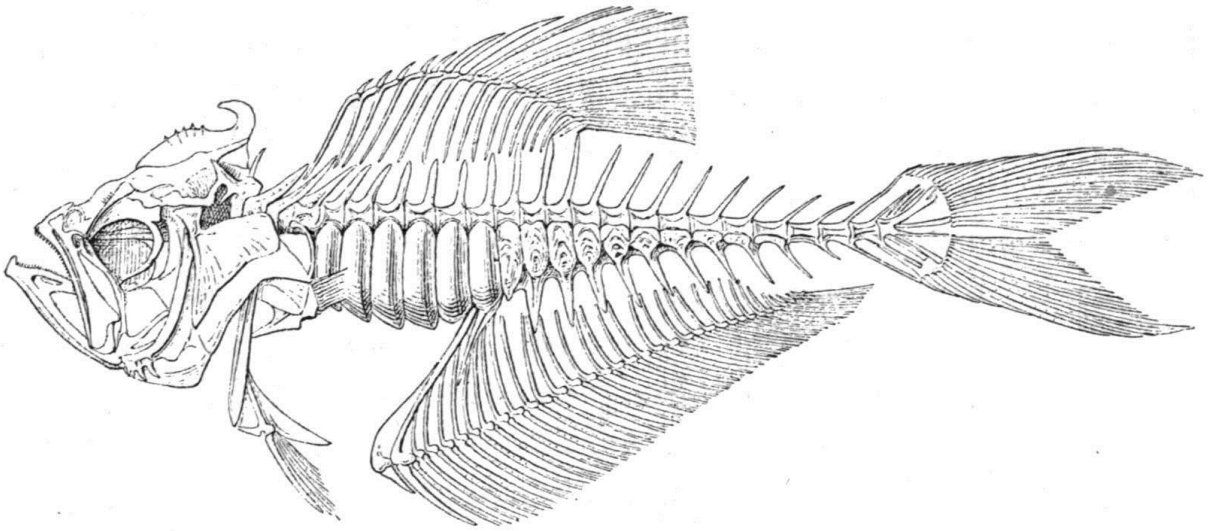
back



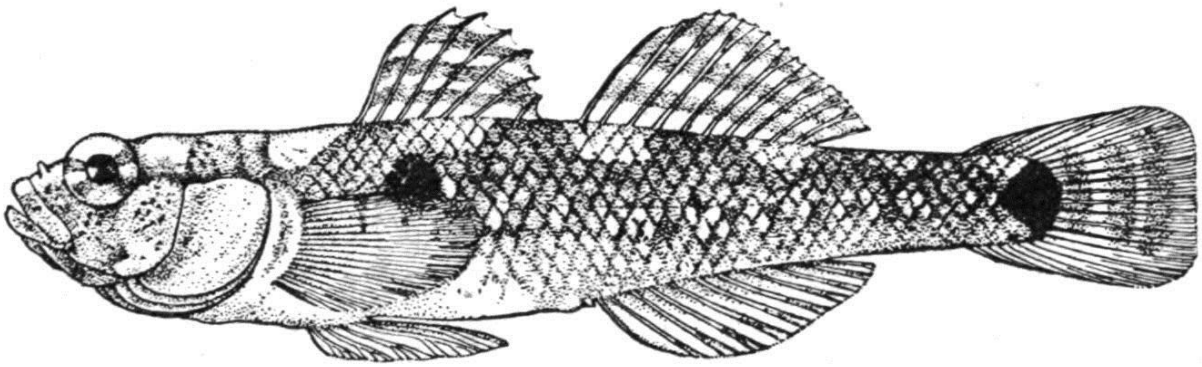
back



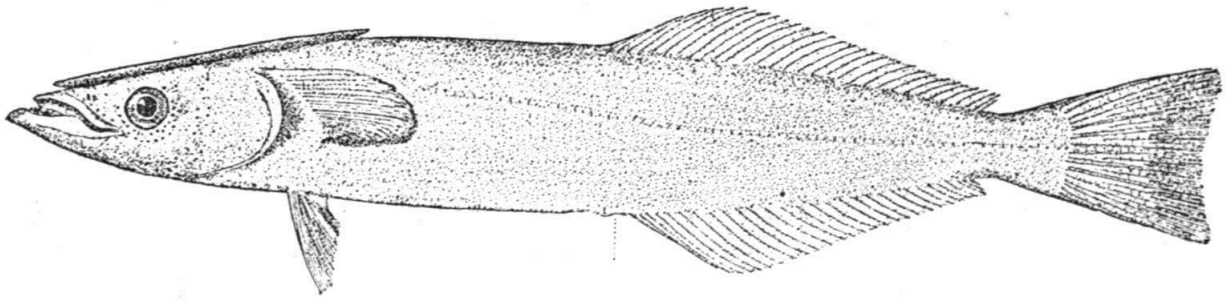
back



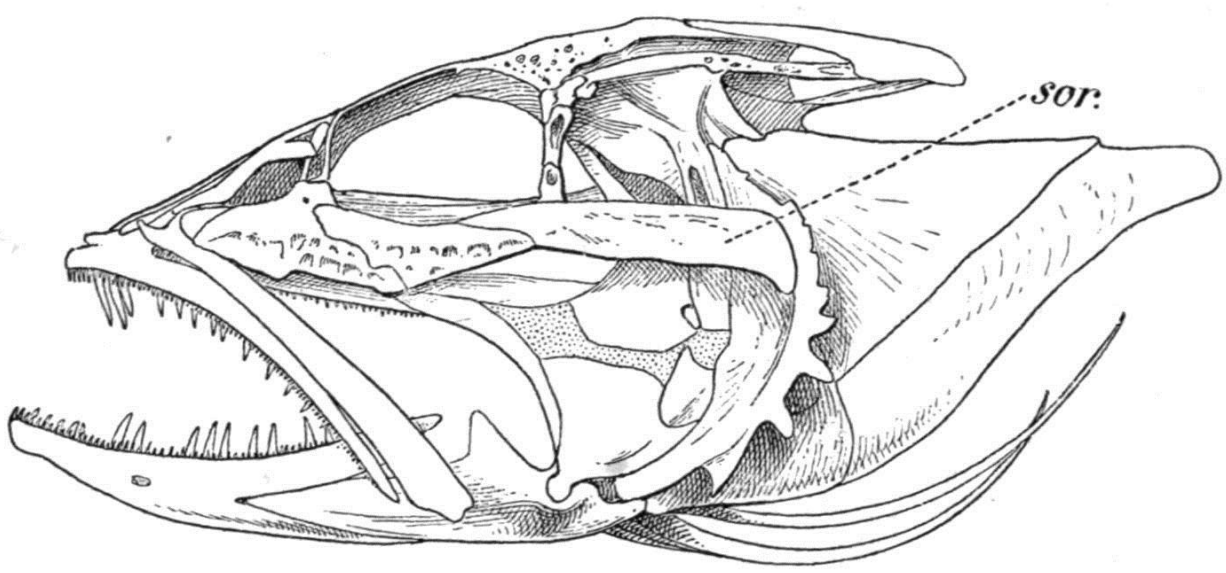
back



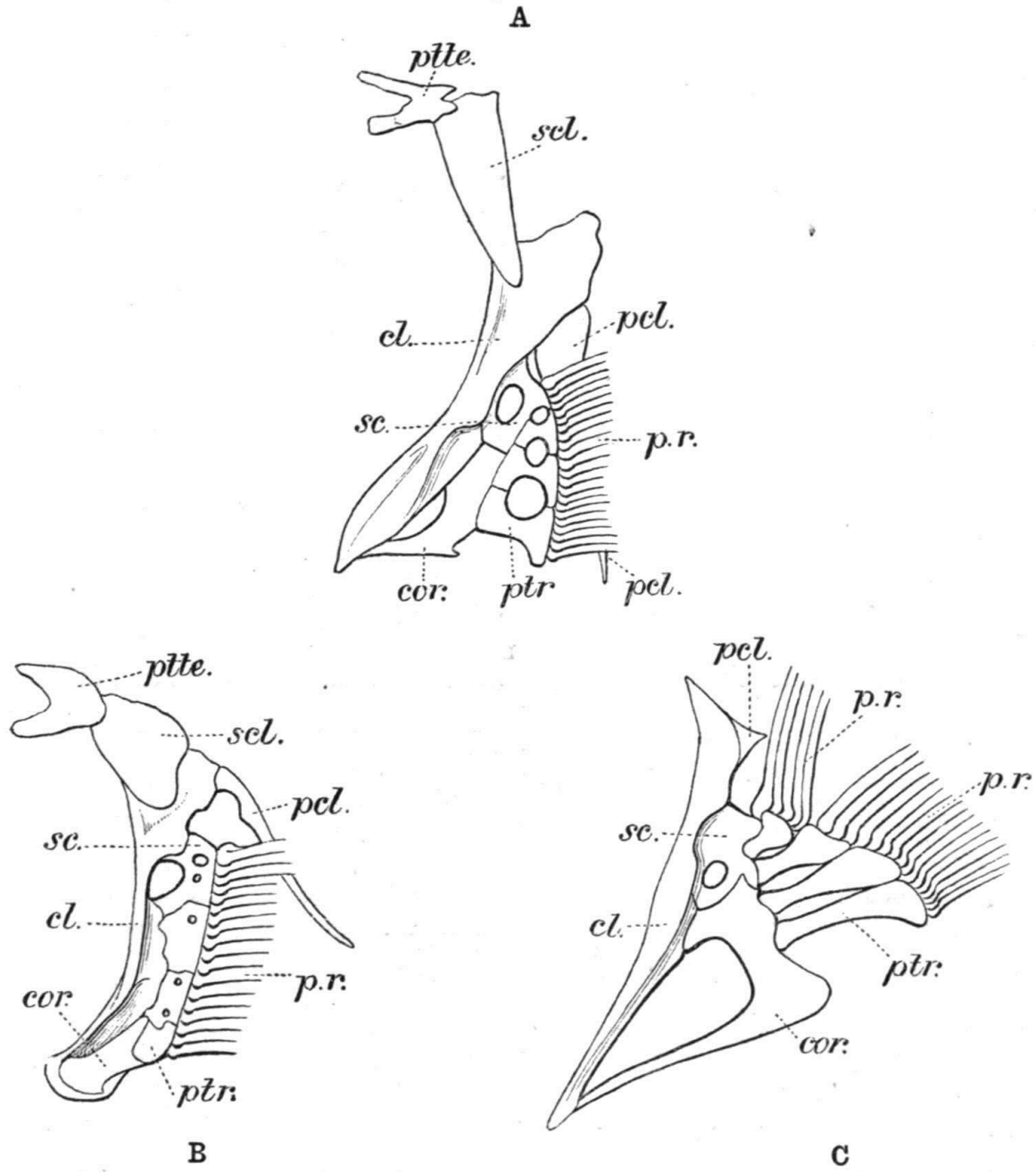
back



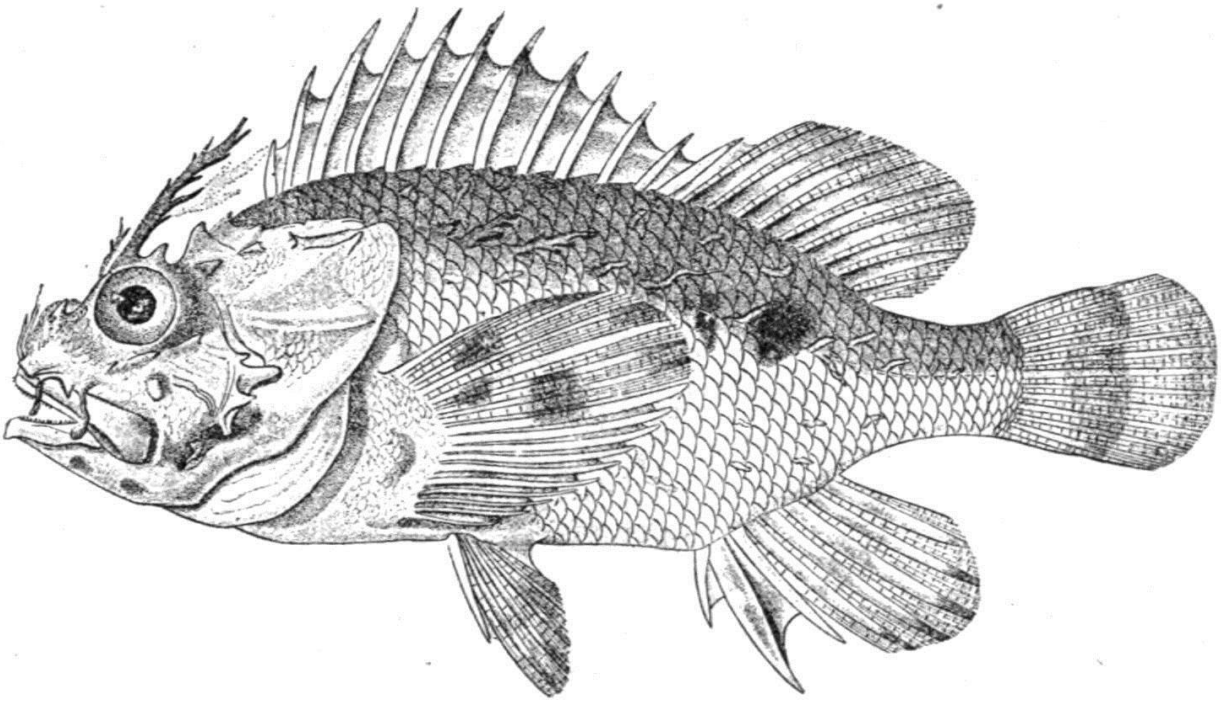
back



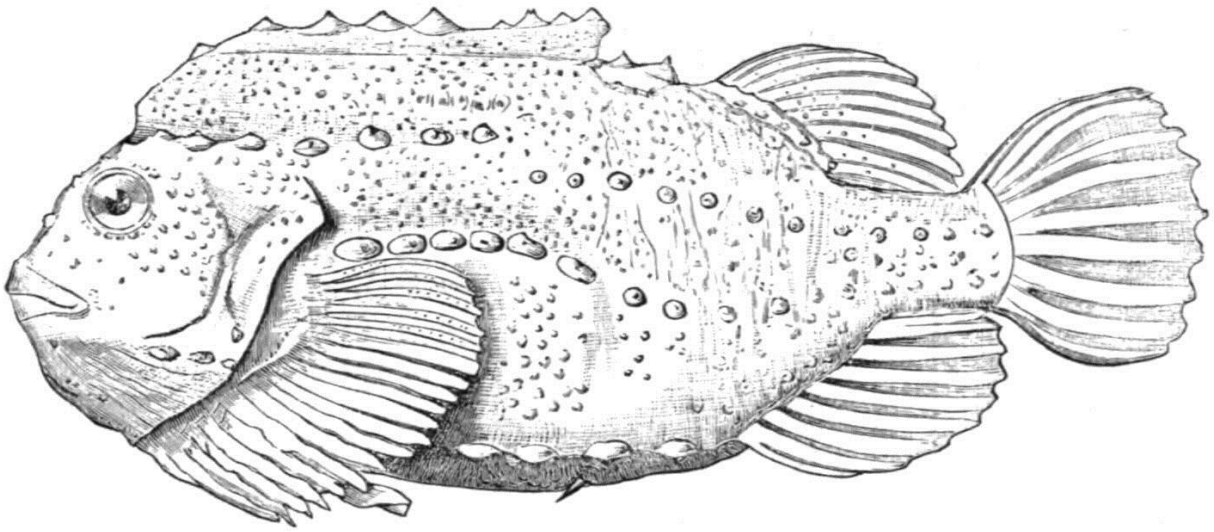
back


A
ptte.
scl.
cl.
pcl.
sc.
p.r.
cor.
ptr.
pcl.
ptte.
scl.
pcl.
sc.
cl.
p.r.
cor.
ptr.
B
pcl.
p.r.
p.r.
sc.
cl.
ptr.
cor.
C

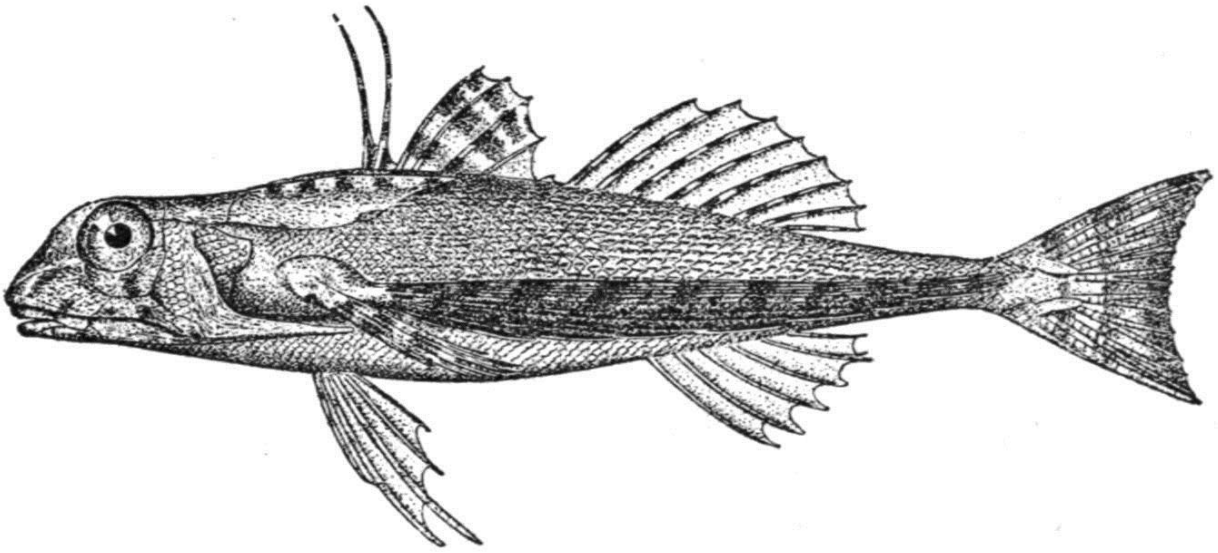
back



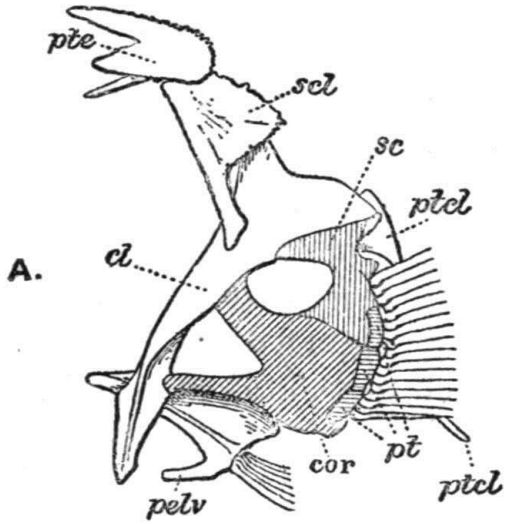
back

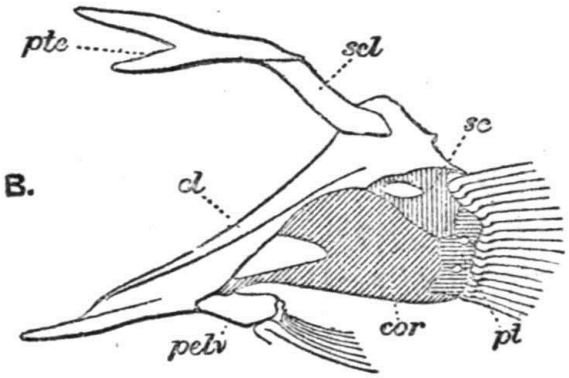


back

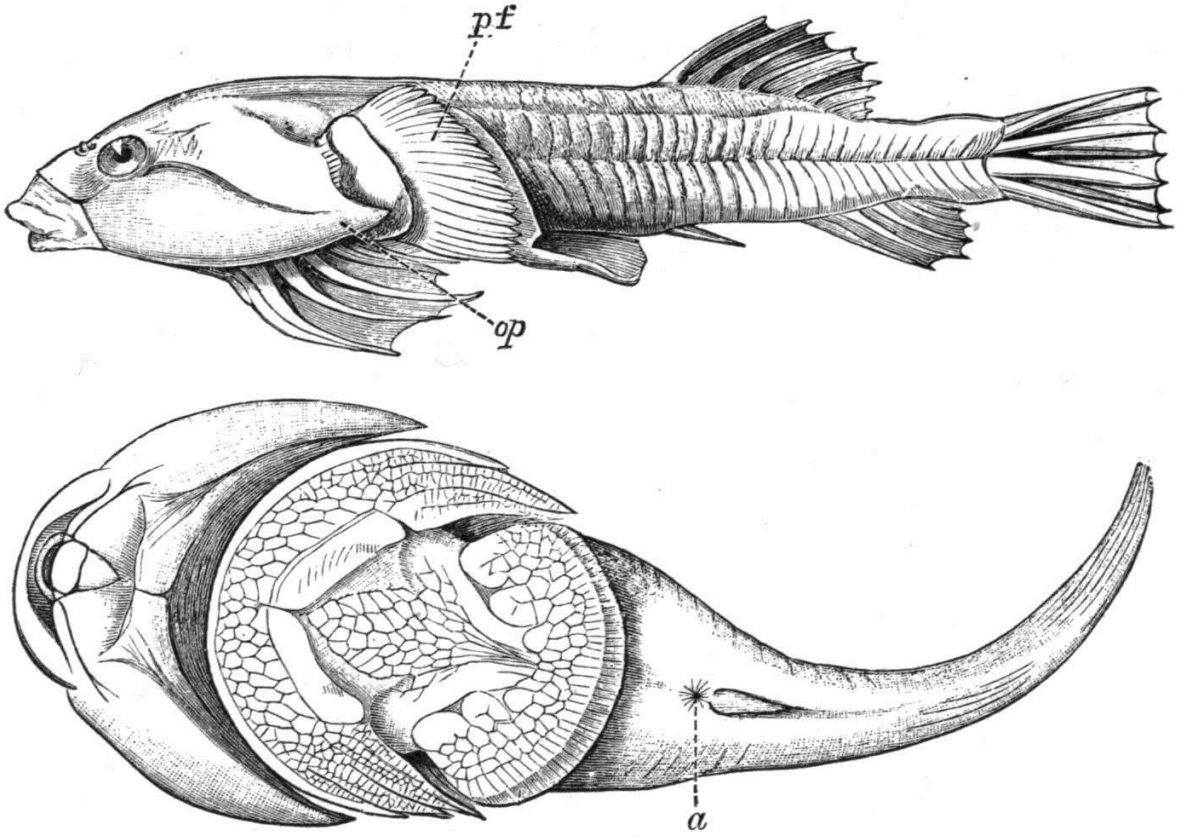


back

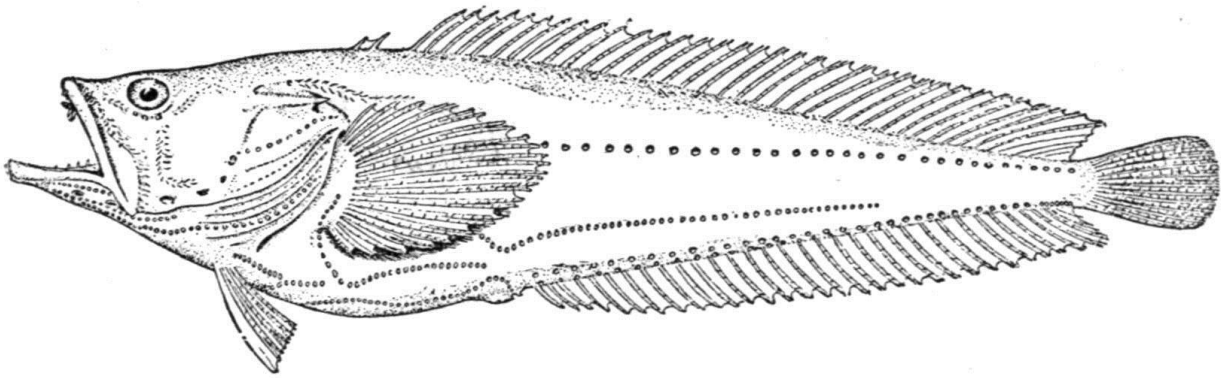




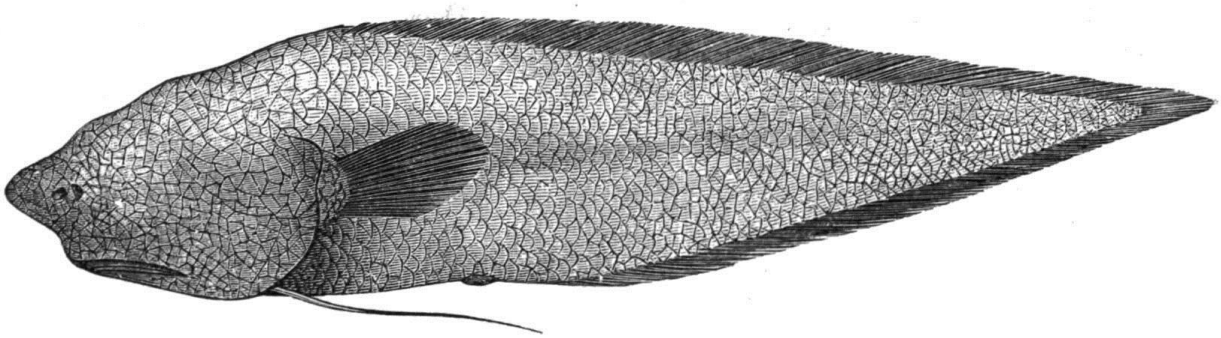
back



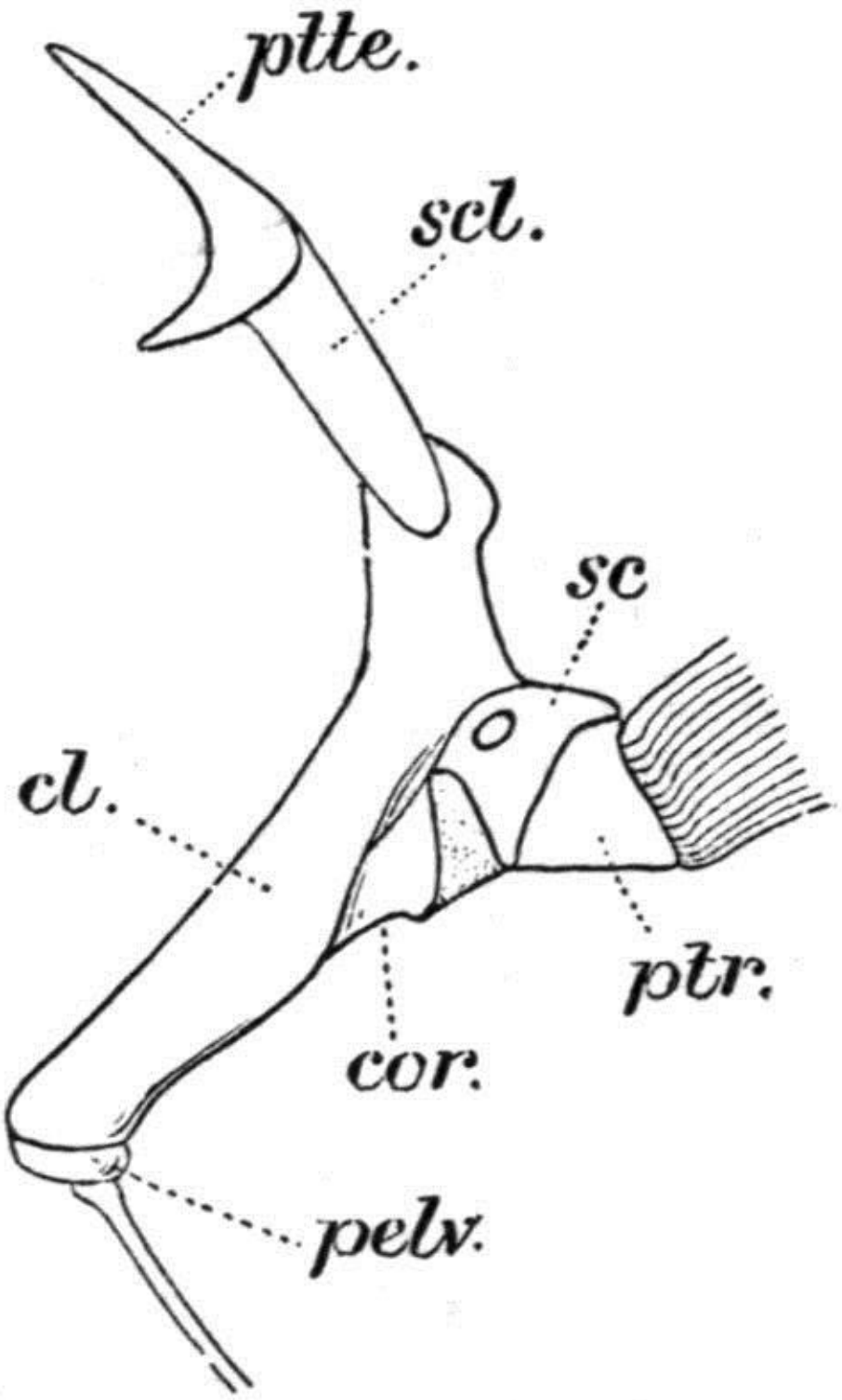
back



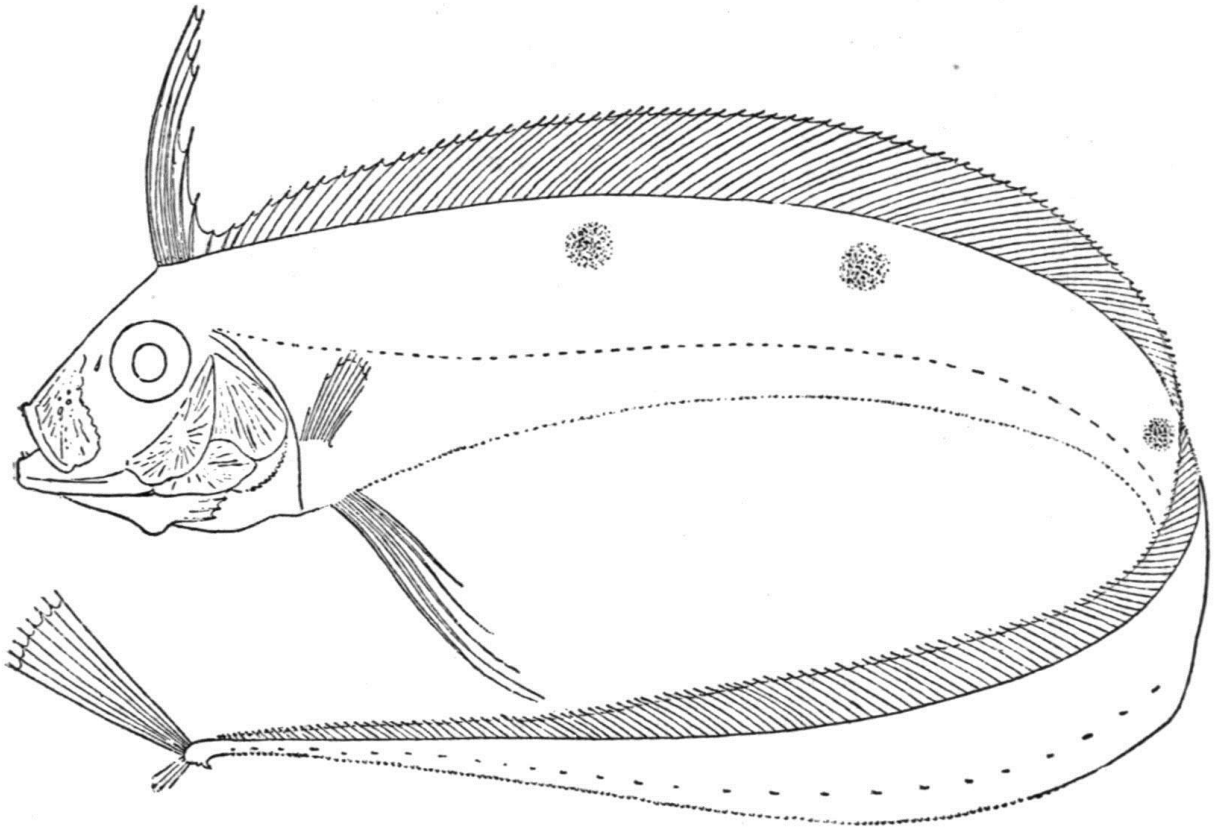
back



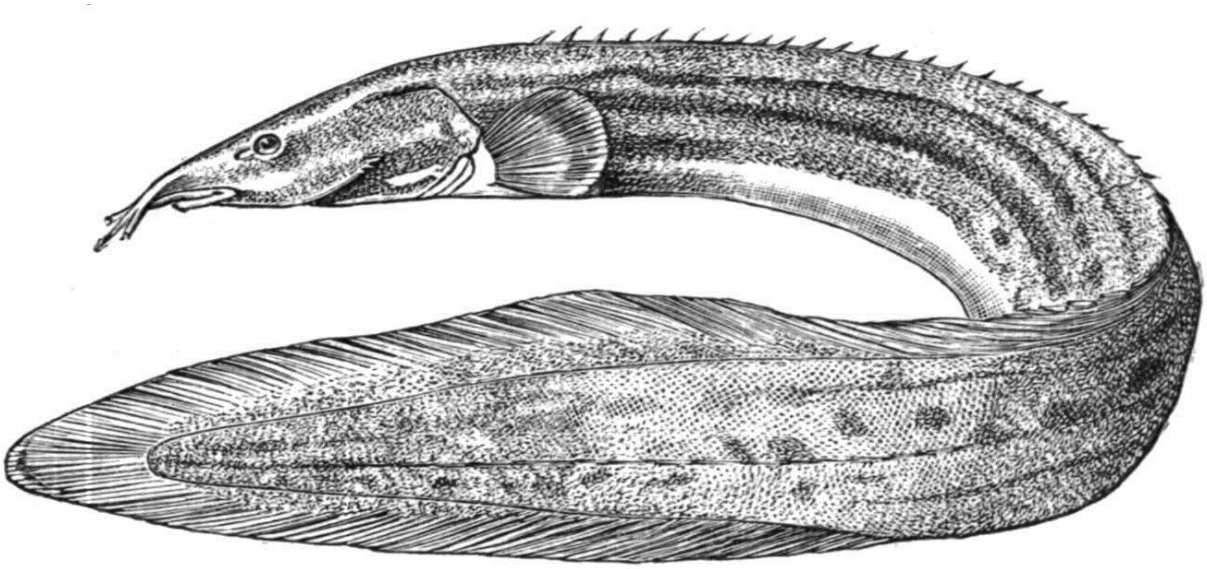
back



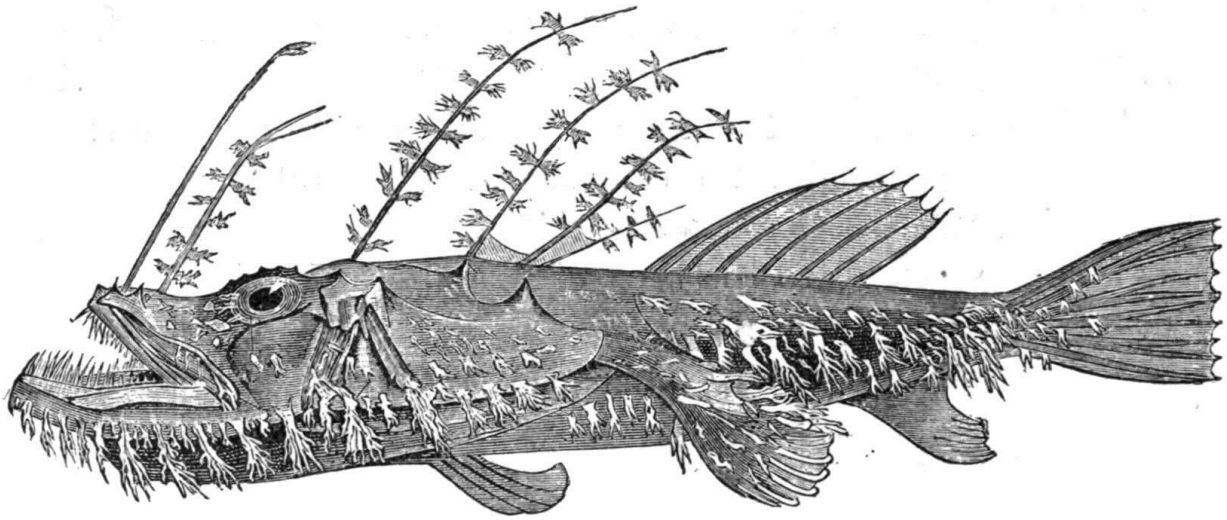
back



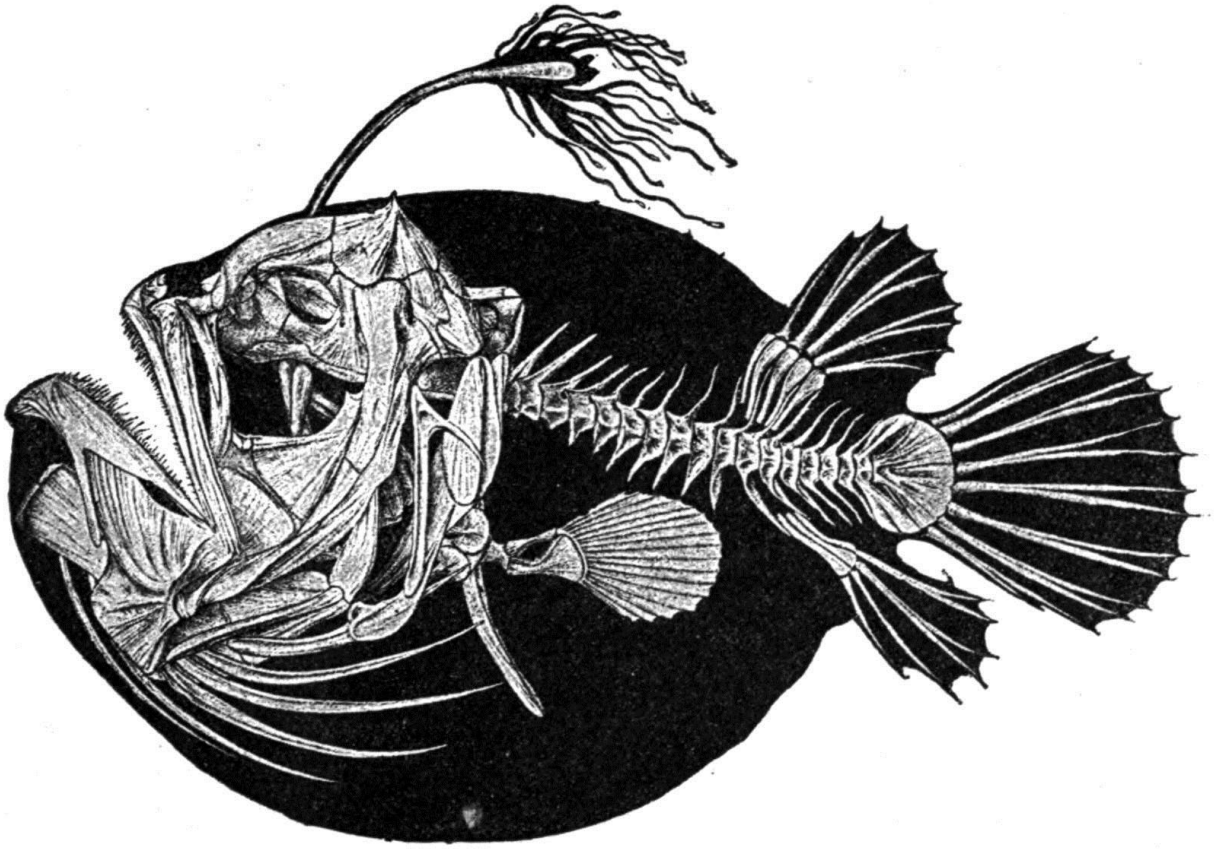
back



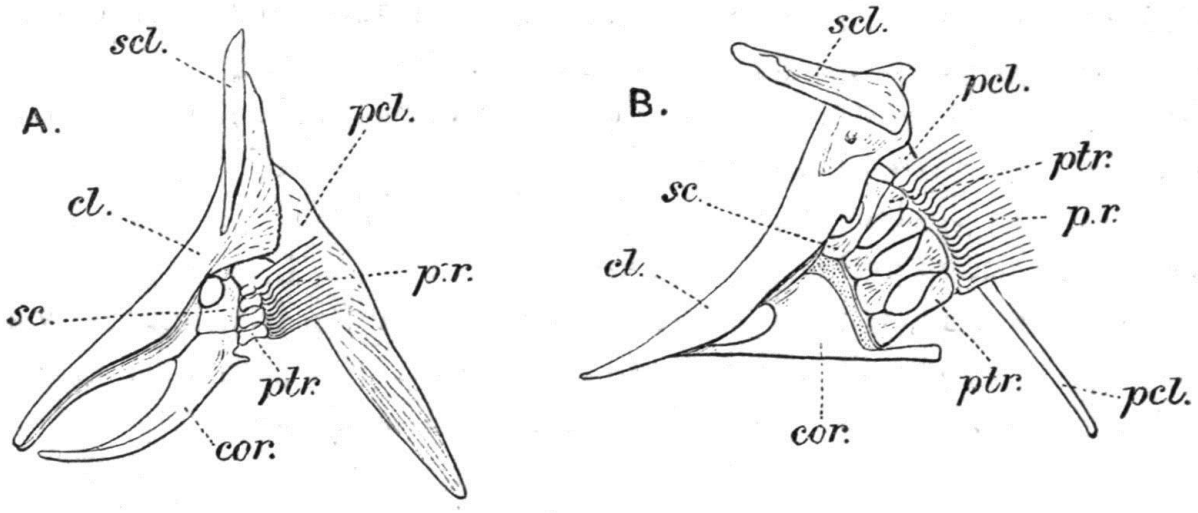
back



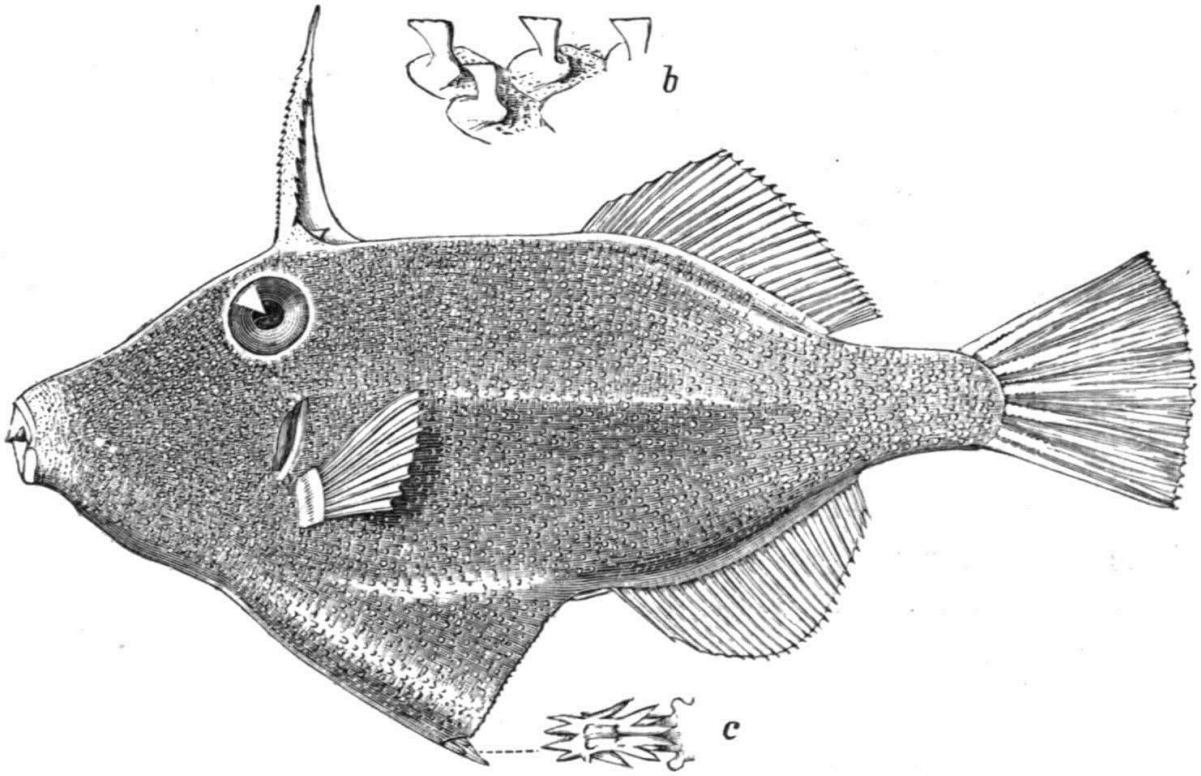
back



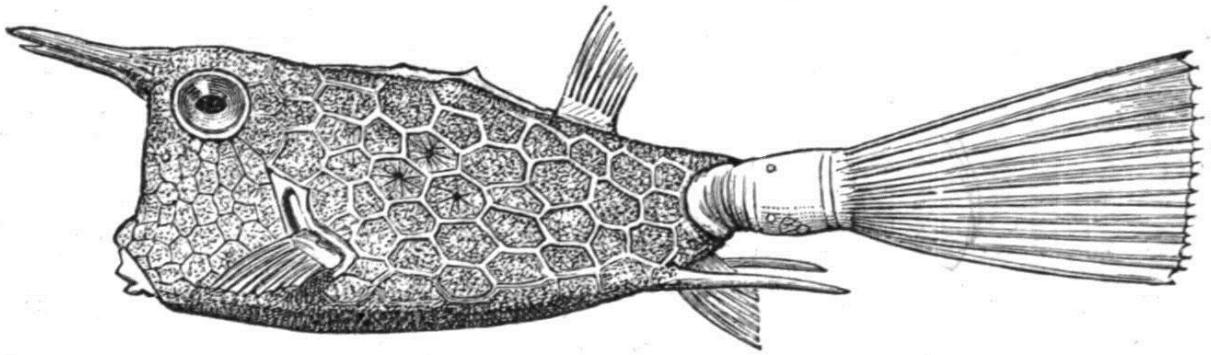
back



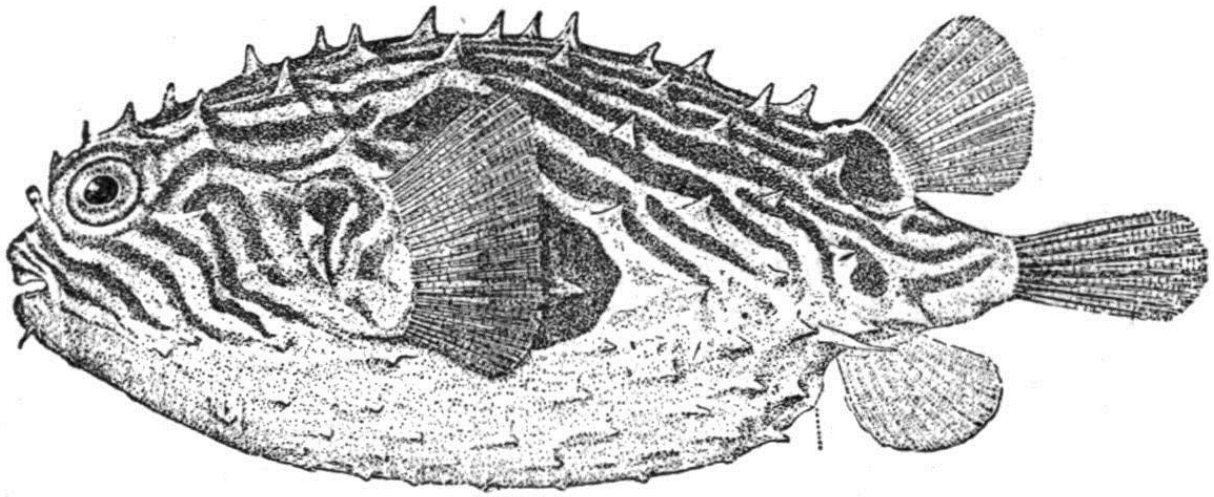
back



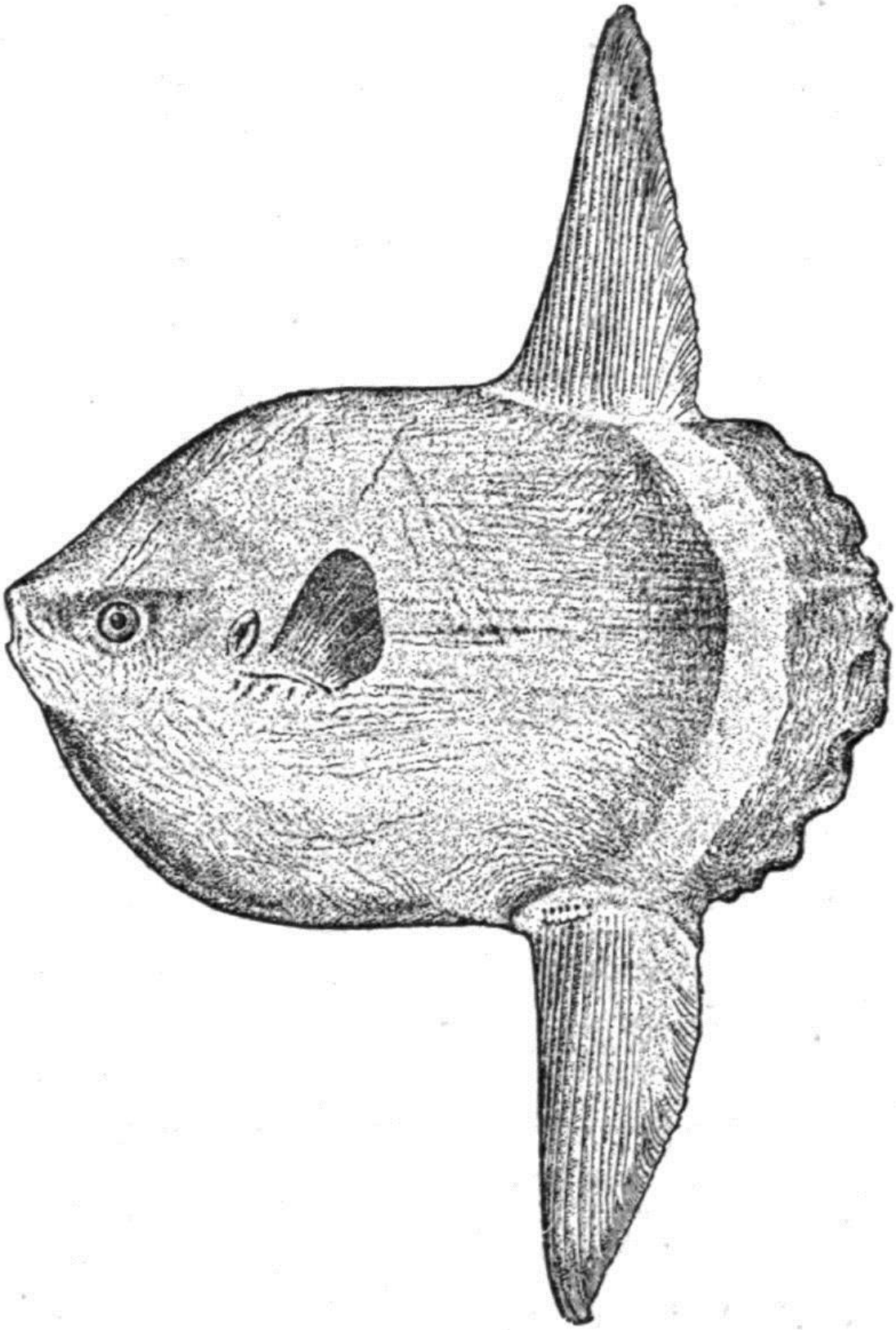
back



back



back



back